АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIX

6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 29 (1944) № 6

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. Н. Окснер. О происхождении ареалов биполярных лишайников . . . 243
Н. П. Красинский. Окислительно-восстановительные условия растений в связи с их газообменом . . . 257
Г. Б. Медведева. Эмбриология [illegible] . . . [illegible]
И. Д. Юркевич. Динамика [illegible] бересклета бородавчатого (Evonymus verrucosa Scop.) в зависимости от возраста и фаз развития растения . . . 274
С. Ю. Липшиц. [illegible] . . . [illegible]
Указатель статей Ботанического журнала СССР . . . [illegible]

Journal Botanique de l'URSS Tome 29 (1944) № 6

SOMMAIRE

Page

A. N. Oxner. On the formation of areas of distribution of bipolar lichens . . . 256
N. P. Krasinsky. The oxidation-reduction conditions of the plants with reference to their gas exchange . . . 25[illegible]
G. B. Medvedeva. On the embryology of [illegible] . . . 273
I. D. Jurkevitch. La dynamique du contenu de la gutta du Evonymus verrucosa Scop. suivant l'âge et la phénophase du développement de la plante . . . 27[illegible]
S. J. Lipschitz. [illegible] Gentschiana comme [illegible] . . . 290
Table des matières du tome 29 (1944) du Journal Botanique de l'URSS . . . 29[illegible]

Адрес редакции: [illegible]
[illegible]

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР
JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIX

6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. *В. Л. КОМАРОВ, Л. И. КУРСАНОВ,*
С. Ю. ЛИПШИЦ, акад. *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ,*
Е. И. ШТЕЙНБЕРГ

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944, № 6
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 6

А. Н. ОКСНЕР

О происхождении ареала биполярных лишайников

(Получено 20.VII.1944)

Генетический анализ современной флоры Голарктики устанавливает почти исключительно связи, протянувшиеся в различные по возрасту отделы третичной эпохи и в первую половину квартера. Именно здесь приходится искать основные линии эволюций голарктических флор, современный узор которых окончательно вырисовался только в послеледниковую эпоху.

Непрекращающиеся передвижения представителей различных сукцессивных флор не ограничивались при этом только северным полушарием. Как будет выяснено дальше, изменения положения полюсов и связанные с этим перемещения растительно-климатических зон, вспышка орогенических процессов и прежде всего тенденция организмов к неограниченному распространению обусловили проникновение многих мигрантов глубоко к югу вплоть до Антарктики (Субантарктики). В свою очередь и антарктические (субантарктические) выходцы продвинулись в области голарктических флор. В результате этих глубоких меридиональных миграций современная флора насчитывает не мало так называемых биполярных организмов, ареал которых характеризуется наличием широкой экваториальной дизъюнкции (тропики и субтропики) и расположением основных частей ареала в климатически более или менее сравнимых областях северного и южного полушария.

Такой тип дизъюнктивного распространения был известен по крайней мере с середины XVIII столетия; уже Стеллер обратил внимание на биполярное распространение морских котиков. Но более полное представление о биполярно распространенных организмах сложилось значительно позднее, с накоплением данных о флоре и животном мире Антарктики, а также в связи с более детальным изучением умеренной области южного полушария.

Примеры биполярного размещения животных тщательно собраны в работе Л. С. Берга [1]. Среди растений случаи биполярного ареала известны у бурых водорослей. Много данных по биполярно распространенным мхам приводят Герцог (Th. Herzog) [10], Ирмшер (E. Irmscher) [11] и А. С. Лазаренко [7]. У сосудистых растений на биполярные ареалы впервые обратили внимание Ч. Дарвин и Д. Гукер. Со времени исследований Гукера число известных цветковых растений с такой интересной дизъюнкцией значительно возросло; они сведены в работе Стеффена (H. Steffen) [4]. Биполярные ареалы у лишайников до сих пор не были рассмотрены. В настоящей статье автор пытается привлечь лихенологические данные для решения основных неясных моментов в проблеме биполярного размещения организмов.

Все виды, входящие в группы биполярных лишайников, можно объединить в два географических элемента: аркто-альпино-антарктический и ното-бореальный. Виды первого встречаются в Арктике, в альпийском поясе высокогорий умеренной области северного полушария и в Антарктике (Субантарктике). Виды ното-бореального элемента, кроме бореальной зоны, встречаются также в холодно-умеренной области южного полушария.

Названные два элемента изучались мною при исследовании флоры лишайников в советской Арктике и в дальнейшем изложении я буду опираться именно на данные по биполярным видам, известным в нашей части арктической области [1].

Во флоре советской Арктики альпино-аркто-антарктический элемент объединяет следующие виды:

Sphaerophorus fragilis (L). Pers.
Psoronia hypnorum (Vahl) S. Gray
Lecidea lactea Floerk.
Lecidea Dicksonii (Gmel.) Ach.
Lecidea atrobrunnea (Ram.) Schaer.
Lecidea tessellata (Sm.) Floerk.
Lecidea pseudocongrua Oxn.
Cladonia Delessertii (Nyl.) Vain.
Gyrophora vellea (L.) Ach.
Lecanora epibryon Ach.
Lecanora badia Ach.
Lecanora intricata (Schrad.) Ach.
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge
Haematomma ventosum (L.) Mass.
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.
Neuropogon sulphureus Hellb.
Blastenia sinapisperma (Steud.) Mass.

К этому же элементу относится и гипоарктно-монтанно-антарктический субэлемент, куда входят:

Porina chlorotica (Ach.) Müll. Arg.
Toninia candida (Web.) Th. Fr.
Cladonia carneola Fr.
Cladonia elongata (Jacq.) Hoffm.

Ното-бореальный элемент насчитывает в советской Арктике в своем составе:

Nephroma parile Ach.
Peltigera erumpens (Tayl.) Lang.
Lecidea auriculata Th. Fr.
Lecidea vernalis Ach.
Catocarpon polycarpum (Hepp.) Arn.
Stereocaulon tomentosum Fr.
Aspicilia gibbosa (Ach.) Koerb.
Lecanora chlarona (Ach.) Nyl.
Lecanora polytropa (Ehrb.) Rabh.
Varicellaria rhodocarpa (Kaerb.) Th. Fr.
Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arn.
Parmelia duplicata (Sm.) Ach.
Cetraria chlorophylla (Willd.) Vain.
Cornicularia aculeata Fr. [2]
Ramalina Roesleri (Hochst.) Nyl.
Usnea cavernosa Tuck.
Usnea comosa (Ach.) Röhl.
Rinodina turfacea (Wahlbg.) Koerb.

Вопрос о возникновении биполярного ареала привлекал и продолжает привлекать внимание многих исследователей. К сожалению, чаще всего этот вопрос пытались разрешить применительно к данному определенному случаю, к специфическим особенностям систематически и экологически ограниченных групп. Такое решение ad hoc, когда образование биполярного ареала, как исторически сложившегося явления, не рассматривалось и даже большей частью отрицалось, не только не могло осветить вопрос в целом, но в большинстве случаев приводило даже к явно ложным выводам. Так, возникновение биполярного ареала некоторые объясняют далеким заносом видов человеком или птицами (А. Гризебах [2]; Шенк (Schenck) [18]). Другие, как Пфеффер, ищут разгадку в существовавшей будто бы прежде однообразной космополитной флоре и фауне — идея, идущая в разрез с установленным фактом существования с давних времен различных растительно-климатических зон. В недавнее время снова пытались использовать космополитизм, если не общий, то отдельных групп и видов, допуская возможность происхождения биполярных организмов от космополитных (К. М. Дерюгин, 1915). Достаточно просмотреть списки биполярных организмов, чтобы убедиться в неосновательности и такого утверждения. Эта идея очень близка к гипотезе политопного возникновения биполярных видов из однородного исходного материала (К. Эттингсгаузен); однако легко убедиться, что в районе дизъюнкций нет общих форм, которые могли бы стать исходными для образования биполярных видов. Существуют многочисленные попытки объяснить биполярность в распространении организмов как результат переноса их зачатков рыбами, водными течениями или, например, попеременно, сперва рыбами, а потом поедающими рыб птицами. Наконец, теперь уже только в качестве курьезов науки можно указать на гипотезу Дана (James Dana, 1854) о возможности независимого полигенного возникновения тождественных или близких форм организмов из разнородного исходного материала в областях северного и южного полушария [1].

---

[1] Ареалогически изучены пока только лишайники советской Арктики. Если эта флора и не охватывает полностью ното-бореальных видов, то она содержит подавляющее большинство аркто-альпино-антарктических лишайников.

[2] Формально нужно было бы причислить *C. aculeata* к плюрирегиональному элементу, но указания на нее для Африки и Новой Зеландии весьма сомнительны.

Не отрицая возможности в отдельных случаях заноса зачатков птицами или человеком (что, например, для некоторых сосудистых растений можно считать установленным), нельзя забывать о значительно большей и весьма разнообразной группе биполярных организмов, в распространении которых полностью исключается какое бы то ни было участие человека или птиц. В последней группе повторяются некоторые особенности распространения, неопровержимо свидетельствующие о более глубоких, сложных, общих естественноисторических условиях, определивших возникновение биполярных ареалов.

Первые опубликованные попытки объяснить образование рассматриваемых ареалов, основанные на широком охвате фактов и общих условий, принадлежат, повидимому, Джозефу Гукеру (1853). Гукер не считал основными причинами образования биполярных ареалов ныне действующие факторы; он искал их также и в былых геоморфологических особенностях американского континента. Он допускал возможность проникновения растений из северного полушария через экватор к южной оконечности Америки по Кордильерам и Скалистым горам, а дальше по бывшим в то время будто бы значительно более высокими горам Панамского перешейка и, наконец, по Андам.

Примененный метод, сам по себе принципиально важный для ботанической географии как исторический и широко миграционный, в данном конкретном случае имел преимущественно ориентирующее значение. В самом деле, такое допущение неопределенно, а частью произвольно, так как наличие в былое время более высоких гор в южной части Центральной Америки не имеет геологического подтверждения.

Еще до появления монографии Гукера, Дарвин в рукописном «Очерке 1844 года» [4] ставил в связь с ледниковым периодом вопрос о происхождении биполярных видов. Принимая одновременное существование ледникового периода в Северной и Южной Америке, Дарвин задается вопросом: «не будет ли до некоторой степени вероятным, что в этот период вся тропическая часть обеих Америк имела (как Фолконер утверждает об Индии) более умеренный климат». В то время растения с Кордильер могли снижаться, и Северная и южная Америка могли свободно обмениваться своей флорой. С потеплением тропиков растения умеренного типа были отсюда оттеснены к Арктике и Антарктике, а частью поднялись в Кордильеры, где могли сохраниться до наших дней. Такое представление, повидимому, не удовлетворяло Дарвина, который на полях рукописи по поводу охлаждения тропиков под влиянием синхронного оледенения Северной и Южной Америки надписал: «слишком гипотетично!»

---

[1] Привожу по Л. С. Бергу [1].

Пятнадцать лет спустя в своей замечательной книге «Происхождение видов», которая «остается единственным ключом для понимания общего строя органической природы» (К. А. Тимирязев), Дарвин [5] развивает высказанные им в рукописном очерке взгляды на миграции северных организмов в южное полушарие и южных в северное. Он основывается на фактическом материале, на взглядах Кролля о метахронности оледенений в северном и южном полушарии и подробно развивает идею об образовании биполярных видов в связи с оледенениями. Дарвин полагает, что во время ледникового периода в северном полушарии некоторые растения из числа умеренных и наиболее приспособляющихся форм мигрировали к югу до тропиков и заняли экваториальные низменности, климат которых мало отличался от современного климата горных областей на высоте 5—6 тысяч футов под такой же широтой или был даже несколько холоднее. Коренные обитатели этих тропических низменностей «в то же самое время должны были переселиться в тропические и субтропические южные области, так как южное полушарие в течение этого периода было теплее». С потеплением в эти низменности снова возвратились их тропические аборигены, а северные мигранты отошли к северу, в свои исходные области. «При этом часть переселенцев вымерла, небольшая часть их поднялась в горы экваториальной зоны, где могла сохраняться в верхних поясах. С наступлением ледникового периода в южном полушарии, южные мигранты умеренной флоры постепенно продвинулись к экваториальной зоне, аборигены отошли несколько к северу, где в то время было теплее. Сохранявшиеся в горах северные формы спустились и смешались с представителями южной умеренной флоры. С потеплением в южном полушарии эта умеренная флора, состоявшая из южных мигрантов и небольшого числа спустившихся с гор северян, погибла, а небольшое число поднялось в горы экваториальной зоны, где и оставалось до следующего оледенения северного полушария, по окончании которого они просочились в умеренные области к северу от экватора. Вследствие этого мы могли бы найти небольшое число одних и тех же видов как в северной, так и в южной умеренных зонах, а также и на горах, в промежуточных тропических областях».

В работе, посвященной флоре Тасмании, вышедшей в 1859 г., Гукер указывает, что низменности в тропиках не могли играть аккумулирующей и проводящей роли для криофильной или умеренной флоры, так как тропики не могли охладиться до такой степени. Принимая основную концепцию Дарвина о движущей силе оледенения, Гукер полагает, что с наступлением ледникового периода растения должны были мигрировать по горным цепям к югу. Последующее проникновение растений в южное полушарие произошло по горам Центральной Америки, которые были выше, чем в настоящее время. Но, как было указано, геологические факты не дают свидетельства в пользу существования былых более высоких горных хребтов Центральной Америки.

Нужно признать, что по вопросу о возникновении биполярных организмов единственно приемлемую схему намечают Гукер и Дарвин, впервые применившие здесь каузально-исторический метод. Но и эта схема далеко еще не дает решения задачи, так как некоторые ее допущения неверны, а ряд вопросов ею вовсе не затрагивается. Каким образом, в самом деле, рассматриваемые организмы могли продвинуться по низкому Панамскому перешейку, лежащему в области тропических флор? Если это невозможно, то мог ли вообще севершаться переход форм умеренного или тем более гекистотермного типа из одного полушария в другое, разделенные тропической областью? Если такая миграция все же происходила, то по какому же пути? Когда могло осуществиться такое передвижение? Являются ли все биполярные организмы выходцами из северного полушария, как это утверждает Л. С. Берг, или, напротив, не ведут ли они своего происхождения из южного полушария, как это думает Геккель?

Рассмотрим существующие географические и флорогенетические отношения среди биполярных лишайников для выяснения их происхождения, что позволит в свою очередь определить также и направление миграции данных видов. Вследствие ограниченного размера статьи я не могу провести подробного анализа и остановлюсь только на нескольких примерах.

Привлекает внимание то обстоятельство, что очень многие лишайники аркто-альпино-антарктического элемента проникают глубоко в южные районы Голарктики, районы, не видавшие ледника или испытавшие лишь слабое горное оледенение. Указанная особенность в распространении свойственна не только лишайникам более умеренного, гипоарктического типа, как *Porina chlorotica*, *Cladonia carneola*, *Cladonia elongata*, но и гекистотермным видам, оформившимся в северном полушарии, как аркто-альпийские виды (например, *Gyrophora vellea*, *Lecanora badia*, *Lecidea atrobrunnea*, *Lecidea tessellata* и др.). Нахождение многих из этих лишайников далеко на юге, куда не докатывались волны отступавших с севера арктийцев, показывает, что присутствие рассматриваемых лишайников в этих далеких южных районах нельзя связывать с четвертичными оледенениями и что, следовательно, эти виды не являются пришельцами из Арктики и существовали здесь до плейстоцена. С полной очевидностью в этом убеждают те аркто-альпино-антарктические виды, южные участки ареалов которых не имеют никаких прямых связей с оледеневавшими областями. К таким видам, например, относятся *Lecidea Dicksonii*, кроме оледеневавших областей известная для гор северной Африки; *Lecidea atrobrunnea*, произрастающая также в Северной Африке, Сардинии, Малой Азии; *Lecidea tessellata*, отмеченная в Сицилии; *Haematomma ventosa*, известная в Японии и в Юннани; *Cladonia elongata* — в Японии и в Центральном Китае; *Gyrophora decussata*, распространенная в Передней Азии и проникающая до Килиманджаро; *Gyrophora vellea*, встречающаяся в горах Канарских островов, в Сицилии; *Lecanora badia*, приводимая Ятта (Jatta, 1910) для островов Сицилии, Сардинии, Инариме.

В своем неарктическом происхождении достаточно убеждают и те виды, ареалы которых в былом хотя и могли иметь связи с гляциальными областями, но в настоящее время широко распространены в горных районах южной и средней части умеренной области Голарктики (с захватом также и южной горной рефугиальной полосы) и наряду с этим характеризуются далеко не циркумполярным расселением в Арктике. Примеры таких ареалов показывают, например, *Porina chlorotica*, *Toninia candida*, *Cladonia carneola*.

Против арктического происхождения указанных видов говорят не только ареалогические данные, но и родственные отношения. Рассмотрим некоторые примеры.

Toninia candida. Ближайшее родство *T. candida* обнаруживает с *Toninia coeruleonigricans*, видом плюрирегиональным, но не известным в Южной Америке и Антарктике. В тесных родственных связях *T. candida* состоит также с группой средиземноморцев, очень мощной в подроде *Thalloedema* (куда относится *T. candida*), включающей свыше 30% видов подрода. Подрод *Thalloedema* резко выделяется богатством своего голарктического ядра, куда относится около 60% всего числа видов подрода, и мало ощутимым антарктическим элементом, составляющим всего 4.2% видов (*T. subcervina* и *T. luridonigra*). Также слабо представлен подрод *Thalloedema* в новозеландской флоре, в которой значение общих с Антарктикой видов лишайников обычно бывает велико. Приведенные родственные связи *T. candida*, а также указанные раньше соображения, по которым она не может быть в списках арктогенных видов, вполне убеждают в умеренно-голарктическом (горном) происхождении данного лишайника.

Haematomma ventosa. Трудно судить о ее ближайших родственных связях ввиду отсутствия монографий по роду, характеризующемуся в основном внеевропейским распространением. Но все же можно подчеркнуть следующие важные бесспорные положения. Из видов *Haematomma* только один, *H. ventosa*, достигает Арктики. Остальные виды *Haematomma* распределяются между умеренной областью Голарктики, куда относится максимальное их число — 11 (около 47.6% всех видов), и тропическими и субтропическими областями, где известно 9 видов (около 39% всего числа). Только один вид *H. erythromma* известен для умеренных районов Субантарктики, но не имеет никаких (кроме общеродовых), родственных отношений с *H. ventosa*. Из видов, свойственных умеренным областям Голарктики, *H. elatinum*, *H. cismonicum* и *H. coccineum* ограничены южной частью Европы и Северной Америки. Тяготеющие к Тихому Океану южные районы Голарктики (Северная Америка и Япония) занимает *H. ochrophaeum*. Восточносредиземноморскими являются *H. Nemetzii* и *H. lydicum*. В восточноазиатской части Голарктики особым богатством отличается Япония, где насчитывается 4 эндемичных вида, все с древесного субстрата: *H. polycarpum*, *H. syncarpum*, *H. glaucomizum*, *H. brunneum*[1]. В юго-западную Европу заходит еще ареал *H. puniceum*, вида пантропического распространения.

Из беглого обзора распределения видов *Haematomma* явствует, что северные границы их ареалов, кроме *H. ventosa* и *H. erythromma*, далеко не доходят до пределов полярных областей. Эти положения полностью исключают возможность арктического (что было показано выше также и на основании ареалогических данных) и антарктического происхождения *H. ventosa*, которая следовательно является видом горного генезиса в умеренной области Голарктики.

Несомненно горного, а не полярного происхождения также, например, и *Lecanora epibryon*, циркумполярно распространенная в Арктике. *L. epibryon* относится к группе *L. subfusca* и связана теснейшим образом с *Lecanora glabrata*. Отклонение *L. epibryon* от *L. glabrata* и развитие ее, как эпибриофильной формы, могло произойти только высоко в горах умеренной области, где очень часто криофильные виды образуются из более теплолюбивых форм, растущих на коре деревьев и переселяющихся на моховой (или мохово-лишайниковый) субстрат. Достаточно указать из многочисленные примеры возникновения в горах умеренной области подобных эпибриофильных форм в родах *Bacidia*, *Caloplaca*, *Lecidea*, *Buellia* и др.

Против возможности образования этих эпибриофильных форм в группе *Lecanora subfusca* в условиях Арктики говорит уже то обстоятельство, что только в одном районе ареал серии видов *L. subfusca* подходит близко к пределам полярной области — в бассейне р. Полуя. Вообще же ареал серии *L. subfusca* отделен от Арктики широкой полосой лесов таежного типа. Далее других леканор этой серии, известных в настоящее время, заходит на север *Lecanora subfuscata* (до провинции Упланд в Швеции), *Lecanora subrugosa* (на север до Онгерманланда) и *Lecanora rugosella* (в Западной Сибири до бассейна р. Конды). Указанные местонахождения лежат далеко от южной межи полярной области. Наконец, если верно допущение, что *L. epibryon* вычленилась из популяции *L. glabrata*, на что указывает характер слоевища и слоевищного края апотециев обоих видов, то это еще более подтверждает горное, а не арктическое и не антарктическое происхождение *L. epibryon*, так как *L. glabrata* является горным видом, связанным только с буками, являющимися в свою очередь также горными видами.

Изучение ареала *Cladonia elongata*, как было выше показано, исключает всякую возможность ее арктического происхождения. Для решения дальнейшего вопроса о родине *C. elongata* в пользу Антарктики или горных стран умеренной области Голарктики я не нахожу неоспоримых доказательств, но склоняюсь к последнему предположению. К такому заключению приводит факт очень широкого распространения *C. elongata* в Голарктике и ограниченного в Антарктике, а также то обстоятельство, что биполярные виды антарктического происхождения проникают в горы умеренной области Голарктики через Арктику и только в результате плейстоценовых оледенений, что, как выше было показано, не имело места у *Cladonia elongata*.

Характер распространения *C. elongata* показывает, что районами ее наиболее массового развития являются верхний лесной пояс в горах, северная часть таежной зоны и подзона южной лесотундры. В более северных условиях, где *C. elon-*

---

[1] Лишайник с каменистого субстрата в Японии, описанный Мюллером (A. Müller) как *Lecania pachycarpa*, позднее отнесенный Цальбрукнером (A. Zahlbruckner) к роду *Haematomma*, оказался по исследованиям Азагина (L. Asahina, 1934) формой *Baemyces insignis*.

gata встречается вплоть до зоны полярных пустынь (но как довольно редкое растение), она страдает от вымерзания и очень часто в высоких широтах подеции ее несут деформированные и до половины отмерзшие вершины.

Феноценотическая мощь *C. elongata* отчетливо возрастает в обстановке светлых хвойных лесов, редколесья и в субальпийском поясе гор. Хорошо развивается *C. elongata* и в районе северных березовых насаждений, что я имел возможность наблюдать на Кольском полуострове; то же отмечает Вайнио (E. Vainio) [15] в своей монографии о кладониях. Эти особенности *C. elongata* характеризуют ее как представителя бетулетального ценотического элемента. Как известно, корни этого элемента уходят главным образом к горным цепям, к тайге северо-восточной Азии, к северной тихоокеанской части Северной Америки, а в меньшей степени к горам Европы, Кавказа, Средней и Малой Азии. Бетулетальные виды расселялись по высоким горным цепям уже в то время, когда неморальная флора, еще безраздельно господствовавшая в равнинах, только начала подвергаться постепенным ухудшениям климата. В дальнейшем, с усилением экспансии бетулетальных видов, они ринулись в равнины, вытесняя на севере вместе с бореальными видами остатки тургайцев.

Ранние миграции бетулетальных видов по горным цепям в умеренные, тепло-умеренные области и далее к югу объясняют проникновение *C. elongata* вглубь азиатского континента.

Совершенно иного происхождения *Psoroma hypnorum* — единственный вид, представляющий род *Psoroma* в Арктике, при этом вид, свойственный также и горам умеренной области Голарктики и Антарктике. Кроме *P. hypnorum* и еще одного *P. ciliatum*, лишайника мало изученного (с вызывающим большие сомнения биполярным типом ареала), в Голарктике, да и вообще во всем северном полушарии, как показал проведенный мною анализ рода, встречаются еще всего два вида псором — *P. castaneocinctum* и *P. sinense*. Обе эти псоромы принадлежат флоре Восточной Азии. Первая — эндемик Японии, вторая ограничена юго-западным Китаем (провинция Юннань). Остальные 40 видов распределены в южном полушарии, причем видовое богатство рода возрастает в направлении от тропических областей, где насчитывается всего 4 вида, к более умеренным районам южного полушария. Так, австралийская флора обладает 4 эндемичными видами псором, Новая Зеландия — 12 только ей свойственными видами, а Антарктика вместе с находящейся с ней в связи флорой чилийских Кордильеров — 17 видами. Из последнего числа, кроме основного ядра американских антарктических (субантарктических) видов, как *P. contortum*, *P. pallidum*, *P. cinnamommeum*, *P. pulchrum* или *P. microlepideum*, имеется несколько эндемических видов для антарктических островов: *Psoroma hirsutulum* для Кергеленских островов, *Psoroma versicolor* — для острова Ауклэнд, *P. campbellianum* — для острова Кампбеля. Из данного обзора совершенно очевидно, что *P. hypnorum* — вид не арктического происхождения и родину *P. hypnorum* нельзя искать в северном полушарии, где, как мы видели, имеется всего два эндемичных вида, да и те приурочены к тепло-умеренной и субтропической областям Голарктики. Таким образом, приходится признать антарктическо-новозеландскую часть ареала *P. hypnorum* основной, а данный вид отнести по генезису к числу антарктических (в широком значении).

Что касается видов арктического происхождения, то в аркто-альпино-антарктическом элементе их очень немного — это, возможно, *Lecidea lactea* и *Lecidea pseudocongrua*.

Проведенный мной анализ происхождения биполярных лишайников, на котором подробнее не могу остановиться здесь за недостатком места, обнаруживает следующие черты [1].

В аркто-альпино-антарктическом элементе наиболее мощную группу образуют виды, генетические корни которых уходят во флору горных областей умеренной части Голарктики. Менее значительно участие антарктического (субантарктического) центра, например *Psoroma hypnorum*, *Neuropogon sulphureus*.

Что касается форм арктического происхождения, то, как было только что указано, его можно подозревать только для *Lecidea lactea* и *L. pseudocongrua*. В ното-бореальном элементе кроме основной группы бореальных видов можно еще различить представителей более древней, ранней бореальной флоры, как *Cornicularia aculeata*, *Parmeliopsis hyperopta* и, возможно, *Ramalina Roesleri*. Нотальный генетический элемент представлен слабо, назову *Usnea cavernosa*, рано проникшую в Голарктику. Отмечаются еще формы, ассимилированные бореальным флористическим комплексом из уцелевших более северных горных останцев неморальной тургайской флоры, как *Varicellaria rhodocarpa*.

---

[1] Данные эти приведены в моей подготовленной к печати работе «Анализ и происхождение флоры лишайников советской Арктики».

Анализ происхождения биполярных видов показывает, таким образом, существование в прошлом как миграций из северного полушария в южное, так и передвижений в противоположном направлении.

Широкие миграции, о которых говорил еще Гукер, встречаются с большими трудностями, связанными с переходом растений умеренных или холодных областей через Центральную Америку. Лежащая в области тропической флоры южная часть Центральной Америки (припанамская часть) с ее невысокими хребтами, имеющими вершины, не превышающие 1000 м высоты, не обладала условиями, при которых гекистотермные и подавляющее большинство микротермных растений могли бы найти пути для передвижений в южное или северное полушарие.

Не пытаясь создавать различные допущения ad hoc или рассматривать особые условия, вытекающие из экологии отдельных групп организмов, Стеффен [14] стремится разрешить этот вопрос в общей форме с позиций гипотезы непостоянства полюсов и, следовательно, непостоянства экваториальной зоны. Миграции, происходившие в двух противоположных направлениях, как показал Стеффен, не были синхронны — миграции к северу были более ранними.

Стеффен считает, что миграции северных видов к югу могли осуществиться, в связи с трудностями прохода через панамскую часть Америки, только в период позднего плиоцена или раннего квартера, когда экваториальная зона находилась примерно на 20° южнее ее современного положения. Только в это время некоторые северные мигранты более умеренного типа, спустившиеся к Центральной Америке, могли пройти этот невысокий перешеек и углубиться в высокие горы западного побережья Южной Америки. Виды аркто-альпийского типа встретили здесь серьезный климатический барьер. Проникновение аркто-альпийцев далее в Южную Америку было бы немыслимым для криофильных видов, если бы эквадорские Анды не были охвачены оледенением (повидимому двукратным), которое Мейер на основании геологических соображений синхронизирует примерно с рисским и вюрмским периодами. Стеффен относит эквадорские оледенения к раннечетвертичному времени. Это принимается и в настоящей работе, как отвечающее характеру и степени изменений, обнаруживаемых северными мигрантами — лишайниками в нотальной и антарктической области (например, *Stereocaulon tomentosum* var. *magellanicum*, *Cladonia pleurota* var. *digitiformis*, *Alectoria nigricans* var. *implexiformis*, *Parmelia subaurifera* f. *subglabra* и др.).

Оледенение Анд, при котором граница ледников в эквадорском отрезке снизилась в среднем почти на 1000 м ниже современной, было вызвано климатической депрессией, которая не могла, понятно, не сказаться на климате ближайших районов Центральной Америки. При таком положении продвижение видов через горную часть Центральной Америки и проникновение их в горные цепи северной части Южной Америки могло совершаться, по мнению Стеффена, совершенно беспрепятственно, если бы на пути не было мертвого промежутка протяжением в 600 км, представляющего впадину, отделяющую Анды от горных цепей Центральной Америки. Из этого затруднения Стеффен, временно оставляя свои принципиальные позиции, пытается выйти, ссылаясь на птиц, которые должны помочь ему перенести биполярные виды через пониженную часть Панамского перешейка. Не приходится доказывать, что если в отдельных случаях птицы и могли сыграть роль переносчиков, то весьма трудно допустить это для всех многочисленных биполярных растений.

Как для северных, так и для южных переселенцев я предполагаю совершенно иной путь миграций. Гораздо правдоподобнее допустить, что миграции их совершались не через узкий и низкий Панамский перешеек, а по венецуэльско-колумбийской цепи Сиерра Перита и Сиерра Невада, с вершинами, достигающими 5000—6000 м над ур. м. и с хорошо развитым на большом протяжении альпийским поясом, а далее вдоль Антильского архипелага, представляющего погруженный складчатый район (Н. И. Страхов [9]), соединявший Южную Америку с горными цепями Центральной Америки. Еще вначале четвертичного периода хребты Антильского соединения были много выше уцелевших звеньев горных хребтов, сохранившихся на о-вах Гаити, Ямайке и юго-восточной части Кубы. Формирование складок в терциере вдоль Антильского соединения и примыкающих к нему позднейших складок в Кордильерских цепях шло по типу горообразовательного экваториального кольца с перпендикулярными меридиональными ветвями (Кирхгауер). Мы действительно наблюдаем в настоящее время широтное, а не меридиональное протяжение горных хребтов Центральной Америки, полностью соответствующее направлению горных складок на Антильских островах. Ботанические факты говорят о большой близости флоры цветковых растений северной окраины Южной Америки с Антильскими островами (А. П. Ильинский [6]). Мне недавно удалось показать теснейшую связь Антильских островов с северной окраиной Южной Америки в отношении эпифильной лишайниковой флоры (А. Н. Окснер [8]). О существовавшем для растений пути через Антильское соединение говорит наличие на Антильских островах ряда бореальных видов и нахождение такого биполярного лишайника как *Usnea cavernosa* на Кубе и в Мексике. В то же время в пользу панамской трассы нельзя найти ни одного флористического свидетельства[1].

Несомненно, что для растений умеренных областей это был удобный и естественный путь для пересечения субтропических широт. Приняв этот путь, via antillana, мы освобождаемся от всякой необходимости относить распространение биполярных растений за счет переноса их птицами, как это делает Стеффен.

Довольно многие гекистотермные виды, достигшие эквадорских Анд и более южных районов, на всем дальнейшем пути к югу также не встречали непреодолимых препятствий. Тропическая фаза (наступление экваториальной зоны), которая вскоре охватила северо-перуавский и эквадорский отрезок Анд, частью уничтожила, а частью заставила лишь выше подняться проникших сюда мигрантов. Горные цепи здесь значительно возвышаются над границей леса (4000—4500 м) и несут хорошо образованную альпийскую область. Двигаясь вдоль прерывистой альпийской области на юг, северные мигранты выходили из притропической полосы в умеренную, где становился возможным транзит по более низким горным сооружениям вплоть до южной оконечности Америки, а отсюда и на близлежащие антарктические острова, вероятно сохранявшие еще связь с материком.

---

[1] Любопытно, что в «Путешествии натуралиста вокруг света», опубликованном еще в 1839 г., Дарвин указывает на то, что некоторые животные как слоны, мастодонты, лошадь и полорогие жвачные «из Северной Америки по суше, впоследствии также затопленной морем в области Вест-Индии, перешли в Южную Америку; здесь в течение некоторого времени они смешивались с видами, свойственными южному материку, и, наконец, исчезали». Однако в более поздних трудах, как было уже отмечено, Дарвин предполагает миграцию растений, общих Северной и Южной Америке, через Панамский перешеек.

Аркто-альпийские виды, не дошедшие до района эквадорских Анд, стягивались в связи с непрерывным потеплением и поднятием альпийской области к самым высоким вершинам северного отрезка колумбийских и, возможно, венецуэльских Анд, но и здесь они погибли с наступлением тропической фазы, вызвавшей поднятие лесного пояса до самых вершин северных Анд.

Для растений более умеренного типа (бореальных) или экологически более пластичных температурный режим представлял несколько меньшие препятствия, а потому миграции таких видов удачно осуществлялись на большем протяжении времени.

Фрагментация и образование элементарных участков, наблюдаемые ныне в связующей части ареала биполярных видов, а иногда и полное исчезновение промежуточных изолированных участков были вызваны климатическими событиями последующей истории квартера.

Передвижение южных мигрантов к северу совершалось по тем же путям, что и северных к югу, о чем с полной несомненностью свидетельствуют островные, сильно разобщенные местонахождения этих видов вдоль западно-американских горных цепей (ср., например, ареал *Neuropogon sulphureus*). Что касается времени миграций, то они не совпадали с встречной миграцией северян, как не совпадали смещения зон и основные события гляциальной истории северного и южного полушарий.

Стеффен [14] полагает, что наиболее вероятным временем начала передвижения антарктических видов к северу был эоцен или олигоцен. В этот период экватор проходил примерно на 30—25° севернее современного его положения. Добравшиеся по высокому гребню Анд антарктические растения не могли продвигаться далее к северу по пониженному Панамскому перешейку. Все последующее время было еще менее благоприятным для дальнейшей миграции, так как все резче должно было сказываться влияние перемещающейся к югу экваториальной зоны. И только в начале четвертичного периода, когда экватор проходил на 20° южнее его современного положения, условия для дальнейшей миграции к северу снова стали более благоприятными. К этому времени, как указано было выше, Стеффен склонен отнести и довольно сильное оледенение эквадорских Анд. Это оледенение должно было в большой степени облегчить миграции на север.

Столь раннее начало миграций антарктических растений представляется однако мало правдоподобным. В пользу этого мнения говорит неизменность типов антарктических растений, которые с эоцена до начала квартера несомненно неоднократно должны были бы оказаться разобщенными в отдельных частях своего ареала. У популяций, находившихся в более северных районах Южной Америки, можно было бы ожидать значительной вспышки видообразования в условиях необыкновенно оживленных процессов орогенеза, пережитых Андами. Вместе с тем вряд ли южные мигранты могли в раннетретичное время пробраться к северу Южной Америки, так как в палеогене, по Н. И. Страхову [9], Кордильерская орогеническая зона в Южной Америке местами была покрыта морскими бассейнами. Колумбия, Венецуэла и часть Эквадора были заняты Нуммулитовым морем.

Нам представляется гораздо более вероятным, что миграции антарктических видов начались к концу третичного периода.

Единственной причиной, заставляющей Стеффена отодвигать миграции антарктических растений так глубоко к началу терциера, являются трудности прохождения гекистотермных видов через невысокий Панамский перешеек, лежащий при этом в тропической области.

Если, оставив виды нотального происхождения (как *Usnea cavernosa*, умеренность которой в отношении теплового режима сама собой понятна), обратиться к анализу проникших в северное полушарие антарктических видов, то приходится либо отметить более или менее умеренный характер также и этой группы растений, либо принять приспособляемость их к широкой гамме температурных условий. *Neuropogon sulphureus*, продвигающийся в довольно высоких широтах Арктики, может оставить впечатление резко гекистотермного вида, Такое заключение, однако, было бы не вполне верным, так как не вскрывало бы пластичности *N. sulphureus* в этом отношении. Занимая в Андах высокогорный пояс, встречаясь в среднем на высотах 3000—3500 м над ур. м., *N. sulphureus* в отдельных случаях, по данным Мотыки (I. Motyka [12]), снижается до 1880 м, и это снижение наблюдается к тому же на участке Анд, расположенных в экваториальной зоне. Можно было бы сомневаться в этом указании, но оно подтверждается сборами Штандерта в центральных перуанских Андах, в районе Кайамарки (около 7° ю. ш.); Штандерт обнаруживает *N. sulphureus* на высоте 2500—3000 м. В северном полушарии *N. sulphureus* к югу доходит до Ян-Майена и Исландии. Проникнув в горы Северной Америки, примыкавшие к арктической области, *N. sulphureus* был свижен наступившим горным оледенением в неоледеневавшие равнины американской Арктики, откуда по неоледеневавшим пространствам полярной области проник на запад до о. Беннета, на восток к о. Мелльвиль, а далее в Гренландию и в Атлантический сектор Арктики вплоть до Новой Земли.

Psoroma hypnorum, также вид антарктического генезиса в Арктике, показывает большую умеревность, занимая позиции в верхнем лесном и в альпийском поясе и снижаясь очень низко по каменистому субстрату. В полярной области *P. hypnorum* хорошо развивается в лесотундре и в южных подзонах тундр.

Из цветковых растений к числу антарктических видов, проникших в северное полушарие, с достоверностью относят только один вид *Carex microglochin* Wahlbg. Допускают, кроме того, некоторую возможность (не пытаясь ее обосновать) антарктического генезиса для *Empetrum* и для *Vahlodea*. Что касается *Gnaphalium*, для которого Стеффен [14] не отвергает возможности происхождения из южного полушария, то, даже если бы родиной его и оказалась Южная Америка, вид этот нужно было бы отнести не к антарктическим, а к нотальным, так как он не доходит даже до субантарктических районов. Во всяком случае умеренный характер *Gnaphalium* общеизвестен.

Рассмотрим распространение *Carex microglochin*. В южном полушарии она занимает умеренные области Субантарктики: Патагонию, Огненную Землю и близлежащие Фальклендские острова. В северном полушарии эта осока (в виде близких форм) занимает многие районы арктической Евразии и Северной Америки и встречается в горах Кавказа, Азии и в Северной Америке (от Скалистых гор до Колорадо).

Vahlodea atropurpurea var. *magellanica*, единственный представитель рода в Антарктике, произрастает в южном полушарии только в районе Магелланова пролива. В северном полушарии *Vahlodea atropurpurea* известна в европейской Арктике и северной части Восточной Европы.

Наконец, единственный представитель *Empetrum* в Субантарктике — *E. rubrum* — встречается в Андах от Вальдивийской провинции до Огненной Земли, но заходит и в более низкие широты — на о. Хуан Фернандец; далее он указан для Фальклендских о-вов и для о. Тристан д'Акунья. Весьма близкие виды, которые, как указывает

Стеффен, только недавно были выделены Фернальдом и Вигандом (*E. atropurpureum* и *E. Jamesii*), населяют гипоарктическую зону Северной Америки. Кстати напомнить, что *E. nigrum*, к которому до последнего времени относили в качестве разновидности *E. rubrum*, проникая на север до Земли Эллесмира, доходит на юге до Кременца, Тульской и Пензенской областей.

Очерченное распространение видов группы антарктического происхождения говорит со всей ясностью об их достаточно умеренном (или пластичном) характере, об известной близости их к видам мегатермным. Для передвижения таких видов к северу вовсе не требовалось перемещения экваториальной зоны на 25—30° к северу. Миграции умеренных субантарктических растений должны были вызываться даже небольшими климатическими депрессиями. Процессы горообразования, приводившие к горным оледенениям, и общее похолодание в конце миоцена и в плиоцене не могли не отозваться на передвижении субантарктических видов к северу вдоль Анд. Проходившая через южноперуанский отрезок Анд экваториальная зона сдерживала эти миграции, но некоторым из наиболее пластичных растений все же удавалось пробиться далее к северу, так как жаркую зону, смягчавшуюся к тому же влиянием отрицательной температурной аномалии, пересекали наиболее возвышенные участки андийской цепи, участки, где при любом возможном климатическом режиме сохранялись субальпийский и альпийский пояса. Отсюда миграции шли, как указывалось выше, не по узкому низкому Панамскому перешейку, а по венецуэльско-колумбийской цепи Сиерра Перита и Сиерра Невада, а далее по затонувшему ныне горному сооружению до горных хребтов южной части Больших Антильских о-вов, соединявшихся с горами Центральной Америки. Если принять возможность раннечетвертичного оледенения экваториальных Анд, которое не могло не оказать влияния и на соседние, лежащие к северу области, то это должно было несколько облегчить передвижение антарктических видов по наиболее трудному участку трассы.

Продвижение антарктических видов в Северную Америку совершалось на протяжении длительного периода, несколькими последовательными волнами, причем начало и конец миграциям положили нотальные виды и единичные наиболее умеренные и пластичные из числа антарктических, тогда как промежуточные по времени переселенцы состояли из видов гекистотермных.

Анализ генетических элементов биполярных видов лишайников показывает заметное превалирование северных мигрантов (арктических и бореальных) над южными (антарктическими, нотальными), что вполне соответствует аналогичным соотношениям у сосудистых растений, для которых это было отмечено многими исследователями. Такое соотношение может свидетельствовать о больших трудностях пути для южных мигрантов по сравнению с северными. Несомненно, что это соотношение обусловлено в значительной мере также бо́льшим богатством арктической и бореальной флоры, чем флор антарктической и нотальной.

Любопытной особенностью биполярных лишайников по сравнению со всеми известными другими группами организмов является высокий процент аркто-альпино антарктических видов. Если среди цветковых растений с биполярным ареалом еще можно насчитать несколько видов, свойственных высоким широтам, то в животном мире это все представители субарктической и бореальной областей (Л. С. Берг [1]). Значительный процент лишайников высоких широт, образующих биполярные ареалы, еще раз указывает на выдающуюся пластичность этой группы растений.

Разобранные отношения полностью опровергают своеобразные, основанные на ограниченном материале, взгляды Э. Геккеля, который видит в Антарктике главный очаг образования биполярных видов и ищет миграции южных видов к северу по несуществующим путям.

Выводы

1. Передвижения представителей различных сукцессивных флор Голарктики в конце третичной эпохи и в квартере не ограничивались только северным полушарием. Ряд мигрантов проникал далеко к югу до Антарктики (Субантарктики). Более слабыми были миграции антарктических (субантарктических) выходцев, проникших в области голарктических флор.

2. Виды, входящие в группу биполярных лишайников, можно объединить в два географических элемента: аркто-альпино-антарктический и ното-бореальный.

3. В аркто-альпино-антарктическом элементе наиболее мощную группу образуют виды, генетические корни которых уходят во флору горных областей умеренной части Голарктики. Из таких видов можно назвать *Toninia candida, Haematomma ventosum, Lecanora epibryon, Cladonia elongata* и др. Значительно слабее участие антарктического центра в образовании биполярных видов (например *Psoroma hypnorum, Neuropogon sulphureus*). Арктическое происхождение можно подозревать только у *Lecidea lactea* и *L. pseudocongrua*.

В ното-бореальном элементе, кроме основной группы бореальных видов, можно еще различить представителей более древней, ранней бореальной флоры, как *Cornicularia aculeata, Parmeliopsis hyperopta* и, вероятно, *Ramalina Roesleri*.

4. Возникновение биполярного ареала многие пытались свести к случайному заносу диаспор. Только каузально-исторический метод, впервые примененный Ч. Дарвином и Д. Гукером, дал в общих чертах решение этой задачи. Все схемы, пролагающие путь для биполярных видов через Панамский перешеек, не находят подтверждений при анализе миграционных путей. Передвижение биполярных видов могло происходить только через венецуэльско-колумбийские цепи и Антильский (ныне погруженный) складчатый район (via antillana).

5. Миграции северян к югу и южных переселенцев к северу не совпадали во времени. Начало миграций растений северного полушария к югу следует отнести к раннему квартеру. Миграции антарктических и нотальных видов к северу начались в конце третичной эпохи.

Литература

[1] Берг Л. С., Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха, Изв. Акад. Наук СССР, 1920.—[2] Гризебах А., Растительность Земного шара, СПб, 1877.—[3] Дарвин Ч., Дневник изысканий по естественной истории и геологии, Изд. Акад. Наук СССР, т. 1, М.—Л., 1935.—[4] Дарвин Ч., Очерк 1844 года, Изд. Акад. Наук СССР, т. 3, М.—Л., 1939.—[5] Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, Изд. Акад. Наук СССР, т. 3, М.—Л., 1939.—[6] Ильинский А. П., Растительность Земного шара, М.—Л., 1937.—[7] Лазаренко А. С., Основні моменти развитку бріофлори Радяньского Далекого Сходу, Київ, 1941. (Рукопись.)—[8] Окснер А. Н., Епіфільні лишайникі Кавказа на фоні їх загального поширення, Журн. Інст. бот. УАН, 1939.—[9] Страхов Н. И., Историческая геология, М., 1938.—[10] Herzog Th., Geographie der Moose, Jena, 1926. [11] Irmscher E., Pflanzenverbreitung und Entwickelung der Kontinente, Hamburg, 1929.—[12] Motyka I., Monographia *Usnearum* universalis, Cracoviae, 1936. [13] Schenk, Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln, insbesondere über Flora und Vegetation von Kerguelen, Wiss. Ergebn. der deutsch. Tiefsee-Exped. «Valdivia». Bd. II Th. I, Jena, 1905.—[14] Steffen H., Ueber die floristischen Beziehungen der beiden Polargebiete zueinander, Beih. z. Bot. Centralbl., LIX, Abt. B, 1939.—[15] Vainio, Monographia *Cladoniarum* universalis, Helsingforsiae, 1894.

A. N. OKSNER

On the formation of areas of distribution of bipolar lichens

Summary

1. The migration of the representatives of various successive floras of the holarctic regions, which took place by the end of the Tertiary and during the Quaternary age, was not confined to the northern hemisphere alone. Some of the migrants penetrated far southward to the Antarctic (Subantarctic) regions. The migration of the Antarctic (Subantarctic) forms into the regions of the holarctic floras was less extensive.

2. The species composing the group of bipolar lichens can be classed into two geographical elements: the arctic-alpine-antarctic and the noto-boreal one.

3. Within the arctic-alpine-antarctic element the most numerous group is composed by species which owe their genetic origin to the flora of the mountainous regions of the moderate belt of the holarctic regions. Among such species we may cite here: *Toninia candida*, *Haematomma ventosum*, *Lecanora epibryon*, *Cladonia elongata* and others. Much less important was the participation of the antarctic centre in the formation of bipolar species (for example, of *Psoroma hypnorum*, *Neuropogon sulphureus*). Only *Lacidea lactea* and *L. pseudocongrua* may be suspected of being of arctic provenance.

Within the noto-boreal element it is possible to distinguish, aside from the main group of boreal species, representatives of a more ancient, earlier boreal fauna, such as *Cornicularia aculeata*, *Parmeliopsis hyperopta* and, probably, *Romalina Roesleri* The notal genetical element is but poorly represented. To this we can refer *Usnea cavernosa*, which had early penetrated into the holarctic regions. Some forms may also be pointed out, which had been assimilated by the boreal floristic complex from among the more northerly mountainous remnants of the nemoral Turgay flora, such as *Varicellaria rhodocarpa*.

4. The formation of the bipolar area of distridution has more than once been tentatively accounted for by a casual importation of diaspores. It was not unless Charles Darwin and Joseph Hooker have applied the causal historical method that this problem could be solved in its main features. Among the subsequent studies dealing with the subject only those have been successful which developed, in the light of new data and on the basis of Darwin's conceptions, such statements as seemed heretofore doubtful and obscure. However, all these schemes which try to trace the way passed by the bipolar species through the Panama isthmus are confronted with unsurmountable difficulties. The migration might have taken place in no other way than along the Colombia Venezuela mountain ridges and the Antillian folded region (via antillana), which has afterwards been subjected to subsidence.

5. The migration of the northerly species to the south and that of the southerly northwards do not coincide in time. The beginning of the migration of the plants of the northern hemisphere to the south should be referred to the early Quaternary, that of the antarctic and notal species to the north — to the end of the Tertiary epoch.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 6
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 6

Н. П. КРАСИНСКИЙ

Окислительно-восстановительные условия растений в связи с их газоустойчивостью

N. P. KRASINSKY

The oxidation-reduction conditions of the plants with reference to their gas resistance

(Получено 6.V.1943)

Настоящая статья представляет собой краткое изложение третьей части докторской диссертации — «Физиологические основы построения ассортимента газоустойчивых растений для озеленения промплощадок, новостроек и городов»[1]. Фактический материал получен в 1939 и 1940 гг. Работа велась в четырех направлениях: 1) определения дифференцированной окисляемости, 2) определения редуцирующей силы по Тадокоро, 3) изучения изменений окисляемости при ожогах листьев сернистым газом и 4) установления связи между величиной общей окисляемости и возрастом органов.

Дифференцированная окисляемость

По данным 1936, 1937 и 1938 гг., повреждаемость растений сернистым ангидридом и другими кислыми газами стоит в тесной связи с общей окисляемостью клеточного содержимого листовых органов, именно: чем меньше окисляемость, тем больше газоустойчивость растения. Фотодинамическое (фотоокисляющее) действие хлорофилла сосредоточено в хлоропластах и прилегающих к ним слоях протоплазмы. Поэтому, очевидно, повреждаемость растения кислыми газами должна в первую очередь зависеть от окисляемости водонерастворимых веществ: основных компонентов бесцветной стромы хлоропластов — белков и липоидов (фосфатидов). Это и показали определения дифференцированной окисляемости, т. е. окисляемости отдельно водорастворимых и водонерастворимых веществ, произведенные в 1938 г. у растений, принадлежащих к различным семействам. В 1939 г. дифференцированная окисляемость определялась у представителей семейств: крестноцветных (7 видов), пасленовых (3 вида), бобовых (8 видов), камнеломковых (2 вида). Методика определения подробно изложена в моей работе «О физиологической сущности газоустойчивости растений». Расчеты дифференцированной окисляемости произведены в кубических сантиметрах 1/10 *n* раствора $KMnO_4$ на 1 г сухого вещества.

Данные 1939 г. по дифференцированной окисляемости полностью подтверждают данные 1938 г. Особый интерес представляют у растений различных семейств величины окисляемости водонерастворимых веществ. В 1939 г. у крестоцветных окисляемость водонерастворимых веществ колебалась от 21.63 до 33.91, у пасленовых — от 19.2 до 55.32, у бобовых — от 59.78 до 223.78, а у камнеломковых от 172.09 до 180.61. Как видно, это совершенно различные ряды цифр. Столь же различные ряды цифр имелись у названных семейств в 1938 г.

---

[1] Первая часть диссертации—книга «Озеленение промплощадок дымоустойчивым ассортиментом», 1937; вторая часть — работа «О физиологической сущности газоустойчивости растений», Учен. зап. Горьковского гос. ун-та, вып. 9, 1940.

Если принять окисляемость водонерастворимых и водорастворимых веществ и общую окисляемость у крестоцветных за 100, то для других семейств в среднем за два года получаются цифры, представленные в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Дифференцированная окисляемость по семействам (среднее за 1938 и 1939 гг.)

Наименование семейства	Окисляемость		
	водорастворимых веществ	водонерастворимых веществ	общая
Cruciferae — крестоцветные	100.0	100.0	100.0
Solanaceae — пасленовые	78.5	127.3	92.3
Leguminosae — бобовые	101.5	438.2	193.9
Saxifragaceae — камнеломковые	171.65	688.8	312.8

Из табл. 1 видно, что по окисляемости водонерастворимых веществ между отдельными семействами имеется огромная разница. Этой огромной разнице в окисляемости водонерастворимых веществ вполне соответствует разница в повреждаемости кислыми газами представителей рассматриваемых семейств, которая установлена исследованиями моими и моих сотрудников — Князевой, Точидловской, Григорьевой (см. табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Окисляемость водонерастворимых веществ и повреждаемость кислыми газами по семействам

Наименование семейства	Колич. изученных видов	Окисляемость водонерастворимых веществ в 1/10 $KMnO_4$	Повреждаемость кислыми газами
Cruciferae — крестоцветные	12	24.81	слабая
Solanaceae — пасленовые	5	80.1	слабая
Leguminosae — бобовые	11	107.26	сильная
Saxifragaceae — камнеломковые	4	145.55	сильная
Ranunculaceae — лютиковые	6	63.23	сильная
Polygonaceae — гречишные	3	123.9	сильная

Полученные мною за два года данные по дифференцированной окисляемости охватывают четыре семейства. В 1940 и 1941 гг. Антоновой, Бакаевой, Митрофановой и Тутуковой определения дифференцированной окисляемости были распространены на семейства лютиковых и гречишных, причем для сравнения было взято также семейство крестоцветных. В табл. 2 сопоставлены показатели повреждаемости растений кислыми газами и окисляемости водонерастворимых веществ для шести изученных семейств.

У бобовых, камнеломковых, гречишных высокой окисляемости водонерастворимых веществ соответствует сильная повреждаемость кислыми газами, у крестоцветных и пасленовых, наоборот, имеются низкая окисляемость и малая повреждаемость. Лютиковые, несмотря на среднюю окисляемость, имеют сильную повреждаемость. Вполне возможно, что сильная повреждаемость кислыми газами у лютиковых обусловливается не только величиной окисляемости, но также химизмом окислений, устойчивостью биоколлоидов при подкислении и буферностью клеточной среды (см. ниже раздел — «Физиологическая сущность газоустойчивости растений»).

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Дифференцированная окисляемость стоит в тесной связи с систематическим положением растений.
2. Особенно характерной для различных семейств является величина окисляемости воднонерастворимых веществ.
3. При изучении газоустойчивости растений с точки зрения процессов фотоокисления главное внимание должно быть обращено на окисляемость воднонерастворимых веществ.
4. Имеющиеся данные показывают, что газоустойчивость растений тем выше, чем меньше окисляемость нерастворимых в воде веществ.

Для расшифровки величины окисляемости воднонерастворимых веществ необходимо изучение в систематическом разрезе свойств белков и фосфатидов, которые, очевидно, в значительной мере определяют величину окисляемости воднонерастворимых веществ.

Редуцирующая сила

Для выяснения того, в какой степени окисляемость клеточного содержимого (и, следовательно, повреждаемость растений кислыми газами) зависит от напряженности окислительно-восстановительных процессов, была изучена редуцирующая сила листовых тканей по Тадокоро. Методика этих определений дана в книге Н. Н. Иванова «Методы физиологии и биохимии растений». По определениям 1938 г. редуцирующая сила клеточного содержимого растений связана с их систематическим положением, причем разница в величине редуцирующей силы представителей различных семейств оказалась весьма значительной. Определения 1939 г. подтвердили данные 1938 г. У представителей четырех повторно изучавшихся семейств получилась в отношении величины редуцирующей силы та же картина, что и в 1938 г. Максимальную редуцирующую силу показали крестоцветные — 11.3 по шкале Тадокоро; к ним близко стоят пасленовые — редуцирующая сила — 10.5; значительно меньшую редуцирующую силу дали бобовые — 8.0; наконец, как и в 1938 г., редуцирующая сила у камнеломковых оказалась незначительной — 3.65.

В общем за два года редуцирующая сила определена, если брать четыре основных изучавшихся семейства — крестоцветные, пасленовые, бобовые, камнеломковые,— у 28 видов. Кроме того, определена редуцирующая сила у трех представителей семейства лютиковых. У крестоцветных, пасленовых, бобовых и камнеломковых получились однородные, характерные ряды цифр:

крестоцветные (8 видов): 12.0, 11.75, 11.7, 11.5, 11.25, 11.1, 10.8, 10.8;

пасленовые (5 видов): 10.55, 10.5, 8.15, 7.65, 7.35;

бобовые (11 видов): 9.7, 8.12, 8.0, 7.8, 7.8, 7.7, 7.7, 7.7, 7.1, 6.65, 5.6;

камнеломковые (4 вида): 5.0, 4.15, 3.6, 3.35.

Как видно, представители семейств с высокой окисляемостью (бобовые, камнеломковые) дали малую редуцирующую силу, и, наоборот, растения с низкой окисляемостью (крестоцветные, пасленовые) обнаружили большую редуцирующую силу. В семействе лютиковых подвергнутые изучению три вида — дельфиниум, пион, аквилегия —

дали резко различные показатели редуцирующей силы. Надо думать, это объясняется той разнообразностью, которая имеется в древнем семействе лютиковых.

Имеющиеся материалы по редуцирующей силе листовых органов различных растительных видов приводят к следующим выводам:

1. Редуцирующая сила вегетативных органов стоит в связи с систематическим положением растений.

2. Разница в величине редуцирующей силы в среднем для семейств весьма значительна.

3. Наряду с семействами, однородными по редуцирующей силе (крестоцветные, бобовые, пасленовые), имеются семейства (например лютиковые), представители которых значительно разнятся между собой по величине редуцирующей силы.

4. Данные по редуцирующей силе свидетельствуют о независимости в значительной степени величины окисляемости от напряженности окислительно-восстановительных процессов. Величина редуцирующей силы, очевидно, в основном определяется особенностями биохимизма, направленностью ферментативных процессов.

Изменения окисляемости при ожогах листьев сернистым газом

Согласно гипотезе окисляемости, повреждаемость растений кислыми газами тем больше, чем выше общая окисляемость и особенно окисляемость водонерастворимых веществ. Правильность этой гипотезы подтверждается определениями общей окисляемости (у 86 видов) и дифференцированной окисляемости (у 41 вида).

Для окончательного обоснования гипотезы окисляемости были изучены изменения окисляемости (общей и дифференцированной) при ожогах листьев сернистым газом.

Испытуемые растения (ветви и отдельные листья) помещались в герметическую стеклянную камеру, где сжигались определенные навески серы. Ожоги различной силы на листьях подопытных растений получались воздействием различных концентраций газа при варьирующей продолжительности окуривания. Контрольные растения (побеги и листья) помещались рядом с камерой в одинаковых условиях освещения.

ТАБЛИЦА 3

Действие сернистого газа на свету

Общая окисляемость в обожженных листьях

Название растение	Окисляемость в %, принимая контроль за 100
Acer Negundo L.	74.24—94.14
Caragana arborescens Lam.	75.83—97.54
Saxifraga crassifolia L. . .	69.91—96.04
Heuchera sanguinea Engelm.	80.96—82.4
Lupinus polyphyllus L. . .	80.67—101.58
Delphinium hybridum hort.	69.78—97.80

Изменения общей окисляемости под действием сернистого газа на свету были изучены у шести растительных видов. Полученные данные представлены в табл. 3.

Общая окисляемость под влиянием сернистого газа уменьшается в той или иной степени в зависимости от силы ожога. Изменения дифференцированной окисляемости при ожогах листьев сернистым газом были определены у листьев пяти растительных видов. Соответствующие данные приведены в табл. 4.

Из табл. 4 явствует, что во всех случаях окисляемость водонерастворимых веществ при газовых ожогах листьев уменьшалась. Окисляемость водорастворимых веществ в некоторых случаях, именно при сильных и очень сильных ожогах листьев, увеличивалась. Это, очевидно, должно быть объяснено тем, что при действии высоких кон-

ТАБЛИЦА 4

Действие сернистого газа на свету

Дифференцированная окисляемость в обожженных листьях

Название растения	Дифференцированная окисляемость в %, принимая контроль за 100	
	водорастворимые вещества	водонерастворимые вещества
Acer Negundo L.	80.82—102.45	68.49—88.54
Caragana arborescens Lam.	85.40—105.92	70.26—89.34
Saxifraga crassifolia L. . .	71.03—114.97	68.70—87.32
Lupinus polyphyllus L. . .	90.32—124.31	67.44—89.19
Delphinium hybridum hort .	74.23—114.06	61.15—75.94

центраций SO_2, вызывающих сильные и очень сильные ожоги листьев, в клеточном соке накопляется сернистый газ, который, будучи восстановителем, вызывает увеличение окисляемости водорастворимых веществ.

Действие сернистого газа в темноте на общую и дифференцированную окисляемость было изучено на листьях трех видов растений. Газовое воздействие вызывало определенное увеличение окисляемости водорастворимых веществ, окисляемость же водонерастворимых веществ оставалась почти без изменения (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Действие сернистого газа в темноте

Окисляемость в обожженных листьях

Название растения	Окисляемость в %, принимая контроль за 100		
	водорастворимые вещества	водонерастворимые вещества	общая
Acer Negundo L.	98.71—113.36	94.13—105.95	96.37—109.57
Lupinus polyphyllus L. . . .	101.17—116.75	99.06—104.5	100.16—110.39
Caragana arborescens Lam. .	102.36—119.86	101.54—112.1	106.32—110.48

Все изложенное об изменениях окисляемости под действием сернистого газа можно резюмировать так:

1. При действии сернистого газа на свету, при появляющихся на листьях ожогах, общая окисляемость клеточного содержимого уменьшается, что, очевидно, обусловливается фотоокислением части содержимого клеток под фотодинамическим воздействием хлорофилла.

2. Действующий фотодинамически в присутствии сернистого газа хлорофилл особенно энергично окисляет водонерастворимые вещества, что выражается в большом снижении окисляемости этих веществ по сравнению с водорастворимыми веществами. Этим подтверждается правильность представления о преимущественном значении величины окисляемости водонерастворимых веществ в определении степени газоустойчивости растений.

3. В темноте сернистый газ действует на окисляемость резко отлично от того, как он действует на свету. В темноте сернистый газ увеличивает окисляемость, что, очевидно, объясняется, с одной стороны, отсутствием фотодинамического действия хлорофилла, а с другой стороны,— накоплением SO_2 в листовых тканях.

4. Установленное снижение окисляемости под влиянием сернистого газа на свету доказывает с полной убедительностью, что одной из основных причин газовых повреждений являются фотоокисления. Это поднимает гипотезу окисляемости на уровень теории.

Величина общей окисляемости в зависимости от возраста листовых органов

В работе «О физиологической сущности газоустойчивости растений» был затронут вопрос о влиянии возраста листовых органов на общую окисляемость. Там было показано, что в иглах хвойных с возрастом общая окисляемость увеличивается; в прошлогодней хвое она много выше, чем в хвое этого года. В 1936, 1938 и 1939 гг. были произведены определения общей окисляемости в листьях различного возраста лиственных древесных пород и травянистых растений.

Из полученных данных (для 22 видов) делаем следующие выводы:

1. У многих растений с возрастом листьев общая окисляемость увеличивается. При этом у одних растений это увеличение окисляемости незначительно и быстро сменяется уменьшением. У других растений возрастное увеличение окисляемости длительно и может доходить до 100% и более. У таких растений только при значительном старении листьев окисляемость начинает слегка падать.

2. Имеются также растения, у которых окисляемость при старении листьев почти не меняется; наконец, существуют растения, в листовых органах которых с возрастом окисляемость постепенно падает.

3. Таким образом, ход изменений окисляемости при старении листовых органов у различных растений неодинаков, что, очевидно, объясняется различиями в биохимизме.

4. Значительное увеличение окисляемости с возрастом листьев из числа изученных растений выражено у ряда представителей семейств бобовых, лютиковых, камнеломковых, а уменьшение — у представителей семейства крестоцветных.

Возрастные изменения окисляемости являются примером зависимости окисляемости от различных внутренних и внешних факторов. Несомненно, окисляемость зависит от условий произрастания растений.

В работе аспиранта Гусевой «Влияние минерального питания на окислительно-восстановительные условия растений в связи с их газоустойчивостью» демонстрируется значение видов азота для величины окисляемости. Это открывает возможности управления величиной окисляемости и в известной мере — газоустойчивостью растений.

Физиологическая сущность газоустойчивости растений

При воздействии кислых дымовых газов факторами повреждения растений являются: 1) фотодинамическое действие хлорофилла, наступающее вследствие задержки или приостановки фотосинтеза, и 2) подкисление клеточного содержимого, которое влечет за собой изменение состояния биоколлоидов, нарушение работы ферментов и изменение ионного режима клеток (см. книгу «Озеленение промплощадок дымоустойчивым ассортиментом»). Сернистый газ действует еще, кроме того, как восстановитель. Под влиянием кислых дымовых газов нарушается не только фотосинтез, но и другие физиолого-биохимические процессы — дыхание, транспирация, обмен веществ. Действие сернистого газа и других кислых газов весьма сложно, поэтому сложна и физиологическая сущность газоустойчивости растений.

Фотодинамическое действие хлорофилла очевидно является основным моментом, определяющим повреждения растений на свету кислыми дымовыми газами. В силу этого окисляемость клеточного содержимого, именно окисляемость воднонерастворимых веществ, должна в основном характеризовать способность растений противостоять вредному действию кислых газов; приходится считаться также с легкостью и химизмом фотоокислений.

Вполне возможно, что у некоторых растений подкисление клеточной среды при газовых воздействиях имеет не меньшее значение, чем фотодинамическое действие хлорофилла. Условиями такого вредного действия подкисления клеточной среды при газовых воздействиях являются очевидно: 1) малая буферность клеточного содержимого в отношении водородных ионов и 2) большая чувствительность биоколлоидов к изменению заряда в смысле их стабильности.

Согласно предварительным данным, полученным мною и моим ассистентом Валутиной в 1941 г. (неопубликованная работа), у представителей семейств жимолостных и бобовых (исследовались древесные и кустарниковые породы) буферность клеточного содержимого и устойчивость биоколлоидов при подкислении одинаковы, что может быть причиной их различной газоустойчивости. Неодинаковая газоустойчивость растений может зависеть также от различной чувствительности ассимиляционного аппарата к кислым газам, от различной устойчивости ферментативного аппарата и от других причин.

Окислительно-восстановительные условия растений в связи с их систематическим положением

В настоящее время, после исследований С. Л. Иванова, А. В. Благовещенского и др., можно считать установленным наличие связи между химизмом и систематическим положением растений.

Наши определения величия общей и дифференцированной окисляемости, а также величины редуцирующей силы, еще раз демонстрируют существование указанной связи. Общую и дифференцированную окисляемость, а равно редуцирующую силу, можно рассматривать как физиолого-химические признаки (С. Л. Иванов), характеризующие специфику окислительно-восстановительных условий различных растительных групп. Если растительные масла, алкалоиды и т. п. являются простыми физиолого-химическими признаками, то окисляемость и редуцирующую силу можно назвать комплексными признаками. Величина этих признаков отражает общую совокупность окислительно-восстановительных процессов, совершающихся в растительных клетках. Конечно, связь окисляемости и редуцирующей силы с систематическим положением растений нельзя понимать слишком прямолинейно.

Общая и дифференцированная окисляемость нами изучены в связи с явлениями газоустойчивости растений, однако оба эти вида окисляемости, очевидно, имеют и более широкое физиологическое значение. Согласно гипотезе окисляемости, общая окисляемость и особенно окисляемость воднонерастворимых веществ определяют повреждаемость растений кислыми дымовыми газами. Газоустойчивость растений связана с их систематическим положением.

Общая окисляемость и особенно окисляемость воднонерастворимых веществ, характеризуя повреждаемость растений кислыми дымовыми газами, позволяет делать прогнозы относительно степени газоустойчивости растительных видов, что с учетом систематического положения их и биологических и морфолого-анатомических признаков дало возможность построить расширенный ассортимент газоустойчивых растений, имеющий большое практическое значение.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 6
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 6

Г. Б. МЕДВЕДЕВА

Эмбриологический очерк кенафа

(Получено 12.V.1944)

Ряд вопросов, связанных с биологией цветения кенафа (морфология цветка, ход цветения, биология опыления, аномалия цветка и пр.), за последние годы был достаточно разработан сотрудниками Института новых лубяных культур [1, 2, 5, 6]. Настоящая работа имеет целью продолжить и углубить изучение особенностей флоральных процессов кенафа путем применения микроскопического метода исследования.

Для наблюдения послужили образцы и сорта кенафа, введенные Азово-черноморской зональной станцией, высеянные на селекционном питомнике Закавказской станции. Наблюдения над ростом пыльцевых трубок проведены в Носири в 1935 г., работа по исследованию микро- и макроспорогенеза, овогенеза, спермиогенеза, а также оплодотворения — в Москве в 1937 г. Названия образцов и описание применявшейся методики даны в тексте при изложении отдельных опытов и наблюдений.

Цветок кенафа в условиях западной Грузии раскрывается в 7—8 час. утра. В это время он содержит в семяпочках вполне сформированный и зрелый зародышевый мешок, а в пыльниках — зрелую и готовую к прорастанию пыльцу. В макроспорогенезе, в образовании зародышевого мешка и в строении семяпочек кенафа не было обнаружено ничего отклоняющегося от нормы.

Полярные ядра сливаются обычно до оплодотворения. Вторичное ядро зародышевого мешка характеризуется большими размерами, почти сферической формой и крупным ядрышком. Антиподы рано отмирают и никогда не наблюдаются в готовом зародышевом мешке. Яйцевой аппарат состоит из крупной вытянутой яйцеклетки, сопровождаемой двумя сестринскими клетками (рис. 1). Весь зародышевый мешок в целом изогнут и настолько крупен, что хорошо различим простым глазом (его размеры достигают 0,90—0,98 мм).

Пыльцевые зерна кенафа также крупны (0,13—0,14 мм), ярко окрашены в желтый цвет и покрыты толстой экзиной, усаженной многочисленными шипами. Ввиду того что в развитии пыльцы никаких отклонений от нормы не обнаружилось, мы не будем останавливаться на описании его.

Так как амплитуда колебаний величин пыльцевых зерен стоит в прямой зависимости от правильного или неправильного хода редукционного деления, то коэффициентом изменчивости их можно воспользоваться для проверки выводов о нормальном ходе редукционного деления. Промеры пыльцевых зерен с помощью окулярмикрометра были проведены нами на четырех чистых линиях (селекции Азово-черноморской зональной станции) и сведены в график (рис. 2). Как видно из этого графика, все четыре линии имеют очень однородную пыльцу. Около 85% пыльцевых зерен по всем четырем линиям не выходили из пределов 15—16 делений микрометра (одно деление окулярмикрометра=8,5). Около 95% пыльцевых зерен колебались между 14—17 делениями и только 5—7% в каждой линии составляли частью мелкие, частью пустые и сморщенные пыльцевые зерна в 10—12 делений микрометра.

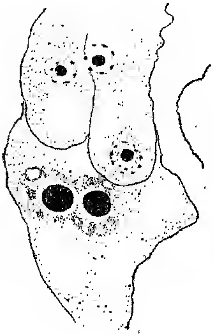


Рис. 1

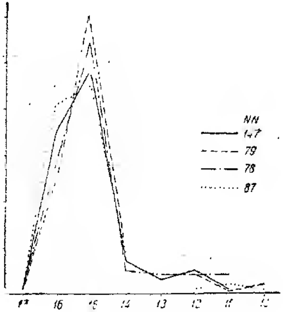


Рис. 2

Опыты по проращиванию пыльцы на искуственной среде не удались. Были испытаны разные концентрации сахарного раствора (от 10 до 60%), с агар-агаром и без него. Ни в одной концентрации прорастание пыльцы не шло дальше первых стадий. В то же время прорастание пыльцы на рыльцах идет очень интенсивно и легко наблюдается под микроскопом. Опыт по проращиванию пыльцы на рыльцах был поставлен на чистой линии № 92, принадлежащей к varietas *rubra*. Кастрированные и изолированные накануне цветки были опылены пыльцой той же линии, но взятой с других экземпляров. Фиксация опыленных пестиков производилась через 0,5, 1, 2, 3, 4, 5, 15, 30 и 60 мин. после опыления. День, в который были проведены опыты по проращиванию пыльцы на рыльцах, характеризуется следующими метеорологическими данными: давление воздуха — 751, температура воздуха — 30° С при абсолютной влажности в 19,4 и относительной в 61, при облачности и ветре, равных нулю. Уже через полминуты после нанесения пыльцы на рыльца начинается прорастание единичных пыльцевых зерен. Здесь следует упомянуть также о том, что пыльца других видов рода *Hibiscus* также сравнительно легко, хотя и значительно медленнее, прорастает на рыльцах кенафа [4].

Очень характерным для прорастающей пыльцы кенафа является то, что каждое пыльцевое зерно дает сразу несколько пыльцевых трубок различной длины, большинство которых остается короткими, не идет дальше волосистой зоны рылец и, следовательно, в столбик не врастает. Из 5—6 трубок, проросших из каждого пыльцевого зерна, только одна проникает в ткань столбика, дорастает до завязи и служит оплодотворению. Через 1 мин. после нанесения пыльцы на рыльца на каждом из них можно было найти уже большое количество проросших пыльцевых зерен (около 50%). Через 2—3 мин. после опыления на обильно опыленных рыльцах не оставалось ни одного непроросшего пыльцевого зерна.

Чтобы составить себе по возможности полную картину движения пыльцевой трубки кенафа от рыльца до зародышевого мешка, мы проследили за ходом пыльцевых трубок в пестике в течение 2 час., фиксируя и наблюдая под микроскопом окрашенные столбики кенафа каждые 15 мин. Фиксация столбиков для этого опыта производилась жидкостью Карнуа, окраска — ацето-кармином и иодом в иодистом калии. Исследование велось на тотальных препаратах в хлоралгидрате. Опыт проведен на ферганском образце № 84 в двух вариантах: при самоопылении и при перекрестном опылении, но в пределах того же самого образца. Для учета положения пыльцевых трубок вся длина столбика в препарате делилась на три части. Верхнюю часть составляли столбики от рылец до слияния пяти столбиков в один общий. Остальная длина столбика делилась пополам на среднюю и нижнюю трети. Наблюдения были проведены в жаркий солнечный день.

Прежде всего надо отметить равномерность движения пыльцевых трубок по столбику и отсутствие больших колебаний в длине всех пыльцевых трубок, растущих в одном и том же столбике. Никакого различия в скорости движения пыльцевых трубок при самоопылении и при перекрестном опылении обнаружено не было. В обоих случаях через 15 мин. после опыления пыльцевые трубки начинают выходить из покрытой волосками зоны рыльца и появляются в верхней части столбика (рис. 3). Через 30 мин. вся верхняя треть оказывается густо пронизанной трубками, единичные трубки начинают врастать во вторую (среднюю) треть столбика. Через 45 мин. наблюдалось много пыльцевых трубок по всей средней части столбика и небольшое количество их в начале нижней трети. Через 60 мин. бо́льшая часть пыльцевых трубок доходит до конца всего столбика. Через 1 ч. 15 мин.— 1 ч. 30 мин. вся нижняя часть столбика сплошь занята пыльцевыми трубками.

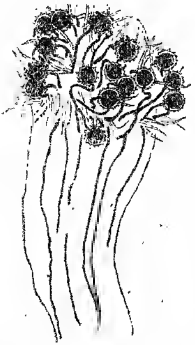


Рис. 3

Принимая длину столбика кенафа в среднем равной 2,5 см, можно высчитать, что скорость движения пыльцевых трубок по столбику, от рылец до вершины завязи, при данных метеорологических условиях равна, примерно, 25 мм в 1 час или около 0,6 мм в 1 мин.

Для того чтобы проследить, насколько сильно влияют на быстроту роста пыльцевой трубки метеорологические условия, весь опыт был повторен в прохладный, пасмурный день. Сейчас же после опыления пошел слабый дождь; цветки были покрыты пергаментными мешочками, снятыми тотчас после прекращения дождя. Микроскопическое исследование опыленных пестиков показало, что в этом случае первые пыльцевые трубки доходили до завязи только через 2 часа. Как и следовало ожидать, отсутствие солнца и понижение температуры воздуха сильно замедлили темп движения пыльцевых трубок.

Приводим метеорологические данные для обоих дней (14 час.), когда был зафиксирован материал для изучения скорости продвижения пыльцевых трубок по пестику (табл. 1).

Проходя через ткань столбика, пыльцевые трубки прокладывают себе путь по межклетникам, разрушая ближайшие, прилегающие к ним клетки. Часто извиваются, то суживаются, то образуют взду-

ТАБЛИЦА 1

Дата	Давление	Температура	Влажность	Облачность	Примечание
24.VIII	751.0	30.0	19.4/61	0	
29.VIII	750.3	26.8	20.3/77	10	Прошел мелкий дождь

тия, иногда дают отростки. Зрелое пыльцевое зерно кенафа содержит два ядра. Образования спермиев в пыльцевом зерне ни разу не наблюдалось. Деление генеративного ядра и образование спермиев происходят в пыльцевой трубке. Движение ядер по пыльцевой трубке, деление генеративного ядра и образование спермиев наблюдались на чистой линии ферганского типа № 137 и еще на трех чистых линиях (тех же самых, которые дали материал для промеров пыльцы). Опыленные пестики были зафиксированы через определенные промежутки времени в жидкости Карнуа, заключены в парафин, нарезаны на микротоме и окрашены гематоксилином.

На продольных срезах через столбик в полости пыльцевой трубки видны как генеративное, так и вегетативное ядро. Последнее более крупно, вытянуто и обычно слабо окрашено. По отношению к генеративному ядру оно занимает случайное положение: иногда идет по пыльцевой трубке сзади него, иногда оказывается впереди. В зародышевый мешок оно, очевидно, не входит, дегенерируя по дороге к нему. К моменту образования спермиев вегетативное ядро в пыльцевой трубке обнаружить обычно уже не удается. Фигуры деления генеративного ядра в пыльцевой трубке имеют вид сильно вытянутых по длине пыльцевой трубки и сжатых с боков. Благодаря этому хромосомы обычно, как в профазах, так и в метафазах и анафазах, располагаются очень скученно и плохо поддаются наблюдению.

Самое большое число картин деления генеративного ядра наблюдалось в материале, собранном через 15 мин. после опыления (рис. 4 и 5). Через 1 час после опыления деление заканчивается образованием двух дочерних ядер.

После завершения процесса деления генеративного ядра вокруг обоих дочерних ядер обособляется более темная и плотная плазма. Таким образом возникают хорошо выраженные спермии-клетки (рис. 6). Оболочек клеток не заметно, но они резко отграничены от окружающей сильно вакуолизированной плазмы пыльцевых трубок меристематическим типом своей протоплазмы. Как будет дальше отмечено, в зародышевый мешок спермии входят в виде голых ядер; во всяком случае никакого, даже узкого слоя плазмы вокруг них обнаружить не удалось. Правда, следует иметь в виду, что специальной фиксации на митохондрии мы не производили; поэтому не исключена возможность того, что очень узкий слой плазмы мог сохраниться вокруг ядер. Все же тот факт, что по меньшей мере основная часть цитоплазмы во время движения спермия к зародышевому мешку теряется, — остается установленным. Спермии-клетки имеют широковеретенообразную форму с резко заостренными концами. В некоторых пыльцевых трубках образование спермиев запаздывает: в них через 1 час после опыления еще можно наблюдать разные стадии деления генеративного ядра.

С целью наблюдения хронологического порядка дальнейших процессов, совершающихся в пыльцевой трубке и зародышевом мешке в период оплодотворения и после него, была проведена так называемая темпоральная фиксация. Материалом для нее послужила чистая линия скороспелого крупносемянного образца кенафа № 137, по каталогу Азово-черноморской зональной станции. Темпоральная фиксация была проведена на Закавказской зональной станции летом 1935 г. Микроскопическое исследование материала проведено в 1937 г. в Москве.

Утром 30.VIII.1935 на указанном образце кенафа было одновременно (в течение 2 мин.) опылено 60 цветков, кастрированных и изолированных накануне вечером. Опыление произведено в 9 ч. 45 мин. утра, в момент, когда началось массовое открытие пыльников. Пыльца бралась с других экземпляров той же самой линии, т. е. опыление было хотя и перекрестное, но внутрисортовое. В течение первых 10 час. фиксация проводилась каждые 15 мин. Затем промежутки между фиксациями были увеличены. Последняя проба была зафиксирована через 110 час., т. е. через 4,5 суток после опыления. Фиксация проводилась двумя способами: жидкостью Карнуа и крепким фиксажем Навашина. Для лучшего проникания фиксирующей жидкости к зародышевым мешкам перед фиксацией завязь разрезалась, семяпочки извлекались из нее и отдельно погружались в фиксатор. Фиксатор Карнуа дал значительно лучшие результаты по сравнению с таковым Навашина (что объясняется, очевидно, маслянистым содержанием клеток из оболочек семяпочек); поэтому семяпочки, зафиксированные по Карнуа, послужили в дальнейшем основным материалом для исследования.

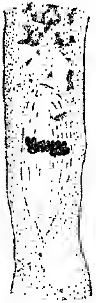


Рис. 4

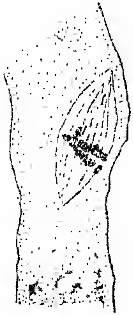


Рис. 5

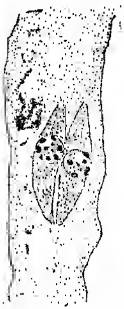


Рис. 6

Метеорологические условия в дни фиксации опыленных завязей характеризуются данными, приведенными в табл. 2.

Семяпочки, зафиксированные в жидкости Карнуа, в дальнейшем были заключены в парафин, нарезаны на микротоме и окрашены железным гематоксилином Гейденгайна.

После вхождения в завязь пыльцевых трубок их рост значительно замедляется. В зародышевые мешки верхних семяпочек пыльцевые трубки входят через 4,5 часа после опыления. Через 5 час. начинается массовое вхождение пыльцевых трубок во все семяпочки завязи. В то время как продвижение пыльцевых трубок через 2—3 см столбик длится всего 1 час, на прохождение 3—5 мм пути от верхушки завязи до зародышевых мешков пыльцевые трубки тратят 3,5 часа. Если скорость их движения в столбиках равна 25 мм в 1 час, то в завязи эта скорость не превышает 1—1,5 мм.

ТАБЛИЦА 2

	30.VIII			31.VIII			1.IX		
	7 ч.	13 ч.	21 ч.	7 ч.	13 ч.	21 ч.	7 ч.	13 ч.	21 ч.
Температура	21.0	27.4	21.1	21.6	27.4	20.9	20.5	26.3	20.4
Максимальная температура	21.8	27.5	28.4	21.6	27.5	28.0	21.0	26.5	27.4
Минимальная температура	18.1	20.8	21.0	18.6	21.4	20.9	18.3	20.3	19.9
Влажность абсолютная (в мм)	16.8	16.6	18.5	16.8	16.0	16.8	15.7	17.2	17.4
Влажность относительная (в %)	91	63	100	91	57	91	91	6	100
Облачность	6/2 ACи	0	2/0 ACи	0	1/0 ACи	0	0	3/0 ACи	0
Ветер	EN—EO—1	1—2	0	EO—1	1—2	EO—1	EN—E—1	1—2	

В зародышевые мешки пыльцевые трубки проникают всегда через микропиле. Ни халацогамии, ни апорогамии у кенафа не наблюдается. При прохождении пыльцевой трубки через микропилярный канал соприкасающиеся с ним клетки нуцеллуса повреждаются, дегенерируют или даже нацело разрушаются. Как правило, в зародышевый мешок проникает всего одна пыльцевая трубка; закупоривая микропиле, она тем самым преграждает вход для других пыльцевых трубок. Еще в микропилярном канале пыльцевая трубка начинает образовывать вздутия и ответвления, при входе же в зародышевый мешок она дает целый клубок извивов, выростов и разветвлений, обтекающих сверху яйцевой аппарат. Остатки пыльцевых трубок (после того как их содержимое переходит в зародышевый мешок) на верхушке семяпочек, в микропилярном канале и в самом зародышевом мешке при гематоксилиновой окраске имеют яркожелтый цвет и четко выделяются среди прочих тканей.

Оплодотворение наступает через 4,5—5 час. после опыления. Содержимое пыльцевой трубки, излившееся из нее на яйцевой аппарат, состоит из бесструктурной массы, красящейся в густой черный цвет гематоксилином и часто маскирующей появление в зародышевом мешке спермиев. Эта масса правильным полукругом охватывает, как бы обтекает яйцеклетку, проходя по пути через одну из синергид и разрушая ее. Среди этой массы часто можно различить довольно большое количество отдельных темноокрашенных телец разной формы и величины. Назначение этих телец, названных акад. С. Г. Навашиным «*x*-тельцами», и их роль в процессе оплодотворения остаются пока невыясненными. В момент оплодотворения и непосредственно за ним яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки, одной целой, нормальной синергиды и одной разрушенной. Последняя после прохождения через нее пыльцевой трубки становится темной, сморщенной, ядро ее теряет округлость и резкие очертания и превращается в бесформенный черный комочек. Вторая синергида сохраняется рядом с яйцеклеткой еще долго, дегенерируя с началом дробления зиготы и образования зародыша.

Кенаф благодаря крупности всех его половых элементов представляет собой довольно благоприятный объект для изучения процесса оплодотворения. У него удалось сравнительно полно проследить весь процесс и установить наличие двойного оплодотворения. Спермии, входящие в зародышевый мешок, представляют собой крупные, несколько продолговатые тела (рис. 7), богатые хроматином губчато-ячеистого строения. В задачу настоящей работы не входило детальное изучение изменения формы спермиев за период оплодотворения. Цель ее сводилась к получению картины оплодотворения и к установлению типа полового размножения кенафа — нормального или какого-либо другого. Поскольку у кенафа процесс оплодотворения протекает быстро, для детального изучения изменений формы спермиев пришлось бы подвергнуть исследованию слишком большой материал. Несмотря на то, что специальные исследования этого рода не проводились, все же необходимо отметить, что ни удлиненных, ни нитевидных спермиев в нашем материале ни разу не наблюдалось, что заставляет отнести кенаф к тому типу покрытосеменных, у которых спермии как при входе в зародышевый мешок, так и при слиянии с ядрами яйцеклетки и эндосперма имеют округлую форму.

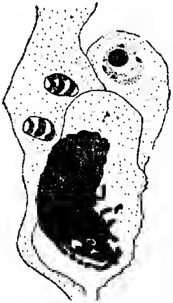


Рис. 7

Войдя в зародышевый мешок, оба спермия продвигаются по направлению один к яйцеклетке, второй — к ядру эндосперма. Обыкновенно первым оплодотворяется ядро яйцеклетки. Спермий, пройдя сквозь оболочку яйцеклетки, приходит в соприкосновение с ядром ее и, прижавшись к нему, располагается с ним рядом. В течение нескольких последующих часов спермий лежит рядом с ядром яйцеклетки, не сливаясь с ним (рис. 8 и 9). Через 3—3,5 часа после вхождения в яйцеклетку спермий постепенно сливается с ее ядром, после чего покоящееся состояние продолжается еще около 40 час.

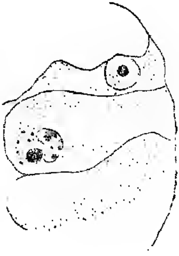


Рис. 8

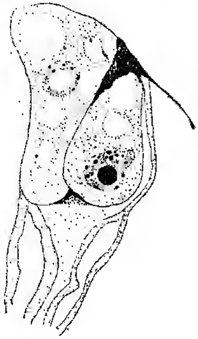


Рис. 9

Второй спермий, подойдя к вторичному ядру зародышевого мешка, постепенно погружается в него и сливается с ним. В противоположность яйцеклетке, при оплодотворении ядра эндосперма слияние мужского и женского элементов происходит непосредственно вслед за их контактом. Получившееся в результате слияния гигантское ядро эндосперма в состоянии покоя остается недолго: через 1 ч. — 1 ч. 45 мин. после слияния ядер (т. е. через 5 ч. 30 мин. — 6. 45 мин.

после опыления цветка) во всех семяпочках начинается первое деление ядра эндосперма. Через 2 часа — 2 ч. 30 мин. после оплодотворения почти все семяпочки содержат по два ядра эндосперма и зиготу. Последующий период до конца вторых суток после нанесения пыльцы на рыльце характеризуется интенсивным делением ядер эндосперма, которые постепенно заполняют всю периферическую область зародышевого мешка. Эндосперм носит определенно нуклеарный характер, т. е. делением образуются свободные ядра, не разделенные между собой клеточными стенками. Оплодотворенная яйцеклетка, остающаяся весь этот период в стадии покоя, характерно расширяется и округляется. Только через 48 час. после ее опыления, когда многоядерный эндосперм занимает всю постенную часть зародышевого мешка, происходит первое деление зиготы. Веретено его обычно располагается поперечно длинной оси зародышевого мешка.

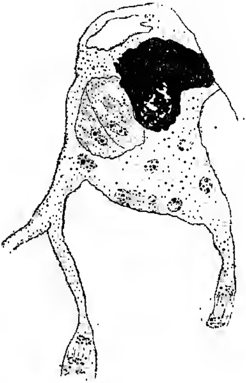


Рис. 10

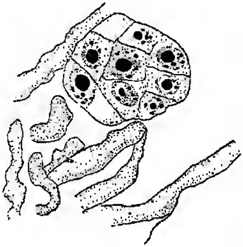


Рис. 11

В семяпочках, зафиксированных через двое суток после опыления, были найдены как все стадии деления зиготы, так и двухклеточный зародыш (рис. 10). Последующее развитие сводится к дальнейшему быстрому дроблению зиготы и постепенному разрастанию зародыша (рис. 11). Отдельные деления клеток зародыша сопровождаются более или менее продолжительными периодами покоя.

Восьмиклеточный зародыш наблюдается у кенафа через 54 часа после опыления, т. е. за 6 час. с начала деления зиготы он проходит три клеточных деления. Через 4 суток после опыления в семяпочках присутствует уже довольно крупный многоклеточный зародыш (рис. 12). Наблюдения над более поздними фазами развития зародыша и его расчленения не входят в содержание настоящей работы.

По мере развития эндосперма его ядра располагаются не только по периферии зародышевого мешка, но также и по тяжам плазмы, пересекающим его полость, постепенно заполняя ее. Часто они имеют неправильную форму и содержат большое число ядрышек разного размера и формы. В течение первых 4 суток эндосперм сохраняет чисто нуклеарный тип. В начале 5-х суток (фиксация через 100 час. после опыления) в нем начинают появляться клеточные перегородки и он становится целлюлярным (клеточным).

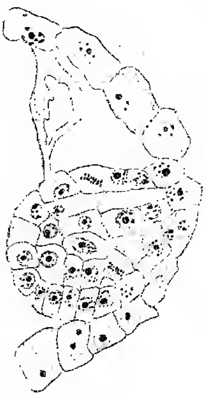


Рис. 12

Из приведенного описания полового процесса у кенафа видно, что он совершается с неизменной правильностью. Никаких ненормальностей или отклонений в его течении обнаружено не было. Не наблюдалось ни полиэмбрионии, ни каких-нибудь форм апогамного размножения. Образование семян кенафа происходит исключительно нормальным половым путем.

Выводы

1. В работе приведены наблюдения над микро- и макроспорогенезом, спермиогенезом, развитием зародышевого мешка, прорастанием пыльцы, оплодотворением и развитием зародыша у кенафа в условиях Западной Грузии.

2. Раскрывающийся цветок кенафа содержит зрелый, нормального типа зародышевый мешок, состоящий из яйцевого аппарата и вторичного ядра.

3. Пыльца на 93—95% состоит из нормально развитых жизнедеятельных пыльцевых зерен с очень небольшой изменчивостью по величине (0,10—0,12 мм).

4. Посеянная на рыльце пыльца через полминуты начинает прорастать. При благоприятных метеорологических условиях через 1 час пыльцевые трубки дорастают до конца столбика. Скорость роста пыльцевых трубок, при перекрестном опылении и при самоопылении остается одинаковой.

5. Деление генеративного ядра начинается в пыльцевой трубке через 15 мин. после опыления и заканчивается через 1 час после опыления образованием двух спермиев-клеток.

6. В зародышевый мешок спермии входят через 4 ч. 30 мин. — 5 час. после опыления. Слияние спермия с ядром яйцеклетки наступает не раньше чем через 3 часа после его вхождения в яйцеклетку. Первое деление зиготы происходит через 48 час. после опыления.

7. Эндосперм — ядерного типа. Образование в нем клеточных перегородок начинается на пятые сутки после опыления.

Литература

[1] Говоров, Биология опыления кенафа (рукопись), 1932.— [2] Гречухин, Селекция кенафа, Отчет Среднеазиатской лубяной опытной станции с 1927 по 1931 г. (рукопись), 1931.— [3] Медведева Г., Наблюдения над ростом пыльцевых трубок при межвидовых скрещиваниях кенафа, Доклады Всесоюзной Академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, вып. 1, 1936.— [4] Медведева Г., Кариологический очерк рода *Hibiscus*, Ботанический журнал СССР, т. 21, № 5, 1936.— [5] Попова Г., Материалы к морфологии и биологии кенафа, Тр. пр. бот., т. XI, вып. 2, 1928.— [6] Старосельский Я., К биологии цветения кенафа. «Кендырь-рами», № 6, 1930.— [7] Schnarf K., Embryologie der Angiospermen, Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd.10, 1929.— [8] Schnarf K., Vergleichende Embryologie der Angiospermen, 1931.

Институт новых лубяных
культур

G. B. MEDVEDEVA

On the Embryology of *Hibiscus cannabinus*

Summary

1. The present paper contains the author's observations on the micro- and macrosporogenesis, ovo- and spermogenesis, the germination of the pollen, fertilization and development of the embryo in *Hibiscus cannabinus* under the conditions prevailing in Western Georgia.

2. The opening flower of *H. cannabinus* contains a mature embryo sac of the normal type consisting of an egg apparatus and a secondary nucleus.

3. The pollen consists of 93—95 per cent normally developed viable pollen grains little varying in size (0.10 – 0.12 mm).

4. On being transferred to the pollen within $^1/_2$ minute begins to germinate. Under favourable meteorological conditions the pollen tubes an hour later will have reached the base of the style. The growth rate of the pollen tubes remains the same, whether cross pollination or self pollination has taken place.

5. The division of the generative nucleus occurs in the pollen tube, it begins 15 minutes after pollination and terminates by the formation of 2 sperm cells.

6. Two spermia enter the embryo sac 5 hours after pollination. The first division of the zygote takes place within 48 hours after pollination.

7. The endosperm is of the nuclear type. The formation of cell partitions sets in on the fifth day after germination.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 6
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 6

И. Д. ЮРКЕВИЧ

Динамика гуттоносности бересклета бородавчатого (*Evonymus verrucosus* Scop.) в зависимости от времени года и фенофаз развития растения

I. D. JURKEVITCH

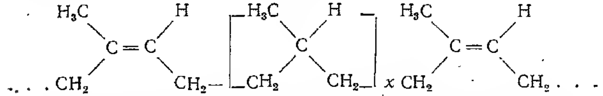
La dynamique du contenu de la gutta du *Evonymus verrucosus* Scop., suivant la saison et la phénophase du développement de la plante

(Получено 8. II. 1943)

Чрезвычайно важным является вопрос установления содержания гутты в зависимости от времени эксплоатации бересклета в течение года. Известно, что все технические культуры имеют свой срок эксплоатации, т. е. время, когда они дают наибольший выход продукции, само собой разумеется — высокого качества.

Прежде чем рассматривать динамику гутты в растении, нужно отметить, что Боссэ [3] считает ее веществом весьма инертным, возникающим в тупике, где происходит накопление углерода и водорода в наиболее конденсированной форме.

Боссэ предполагает, что гутта — крупномолекулярный углеводород, являющийся цис-формой каучукена хевеи, имеющей структурную формулу:



при $x = 750$. По этому вопросу Боссэ пишет: «Факторами каучуконакопления в корнях являются сочетание из активной ассимиляционной деятельности и слабого роста образующих каучукены растений и образование тупиков, где происходит скопление органического вещества в максимально инертные в растении соединения».

Борисов и Любименко [2] гуттаперчу и каучук относят к группе экскреторных, а не запасных веществ, и считают, что использование их в растении представляет вторичное явление, не имеющее прямого отношения к их генезису в процессе обмена веществ в организме.

Савина и Красулин в своей работе, выполненной под руководством Шапошникова [8], приходят к выводу, что гутта не используется в процессе роста и связанного с ним превращения веществ.

В пользу теории инертности гутты, находящейся в растении, а также отсутствия процессов ее расходования говорят многочисленные факты увеличения гуттоносности бересклетов в связи с возрастом. Но, с другой стороны, имеется целый ряд данных, показывающих, что в одном и том же возрасте бересклета гуттоносность значительно изменяется в течение вегетационного периода, что
]

безусловно противоречит вышеупомянутой теории. Мы придерживаемся по данному вопросу другого мнения, о чем будет сказано ниже после анализа фактического материала.

Рассмотрим вкратце основные материалы по гуттоносности бересклета бородавчатого в различные времена года.

Богомаз [ ] при изучении гуттоносности бересклета бородавчатого в Брянских лесах пришел к выводу, что наибольший процент содержания гутты в коре корней бересклета бородавчатого имеется в осенний период.

Свои выводы он подтверждает нижеследующими данными (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

№ образца	Месяц заготовки материала	Гуттоносность в %	Содержание смол в %	Содержание гуттаперчи в %	Возраст бересклета в годах
	А. Бересклет бородавчатый из «Хабачков»				
1	Май	9.25	4.50	13.73	20—22
2	Август	10.33	5.70	16.13	
3	Октябрь	13.90	8.41	22.31	
	Б. Бересклет бородавчатый из поймы р. Снежеть				
8	Май	8.86	6.17	15.03	19—21
9	Август	10.50	6.44	16.94	
10	Октябрь	12.62	6.10	18.72	

Пятницкий и Король [6] не согласны с выводами Богомаза и на своих данных доказывают обратное, т. е., что бересклет бородавчатый имеет наибольшую гуттоносность весною и наименьшую в осенний период (см. табл. 2). По средним данным этих исследователей гуттоносность коры корней в июне была 7.7%, а в сентябре 5.6%, т. е. на 2.1% ниже. Если эту разницу отнести к квадратному корню из суммы квадратов средних ошибок, то устанавливается полная достоверность этой разницы (табл.2).

ТАБЛИЦА 2

Месяц исследования	Содержание гутты в %			Содержание смол в %		
	M	±σ	±*m*	*M*	±σ	±*m*
Март	9.69	3.31	0.75	9.79	3.18	0.70
Май	8.97	1.67	0.37	8.23	1.89	0.42
Июль	7.52	1.69	0.41	7.13	1.70	0.41
Октябрь	2.38	0.64	0.018	14.70	2.11	0.47

Таким образом, вышеупомянутые авторы пришли к выводу, что гуттоносность бересклета бородавчатого в течение вегетационного периода не остается постоянной, а изменяется. Но динамика этой гуттоносности, установленная Пятницким, коренным образом отличается от динамики, установленной Богомазом. С первым положением,—что процент гутты в течение вегетационного периода изменяется, можно согласиться, но этого нельзя сказать относительно направления изменения гуттоносности. Предположим, что прав Богомаз, что гуттоносность бересклета бородавчатого, начиная с весны, с приближением осени начинает увеличиваться. Но тогда непонятно, почему, по его же исследованиям, наиболее низкий процент гутты оказался в весенний период? Куда могла исчезнуть осенняя гутта в зимний период?

Если стать на точку зрения Пятницкого и Король, что кора бересклета бородавчатого содержит наибольший процент гутты ранней весною и наименьший осенью, то выходит, что добавочное накопление гутты, которое было обнаружено весною, происходило опять-таки в зимний период, что маловероятно. Получаются противоречивые и теоретически необъяснимые выводы.

Исследования Букштынова и Андреева [4] по вопросу гуттоносности бересклета в зависимости от времени заготовки коры выявляют новую точку зрения, т. е. что наибольший процент содержания гутты наблюдается в летний период (июнь — июль). Но по существу, если мы рассмотрим цифры, полученные этими авторами, то убедимся, что большой разницы в гуттоносности коры бересклета бородавчатого, заготовленной 13.V, 28.VII, 17.IX и 20.X, нет (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Месяц взятия образцов	Возраст исследованных кустов бересклета (в годах)					
	до 10		15—20		25 и более	
	Содержание в %					
	гутты	смол	гутты	смол	гутты	смол
Май	7.0	7.3	8.7	6.9	11.0	5.8
Июль	8.8	4.5	9.3	4.8	11.8	5.3
Сентябрь	8.5	6.0	8.9	6.4	11.7	5.9
Октябрь	8.4	8.0	8.3	6.3	10.3	4.3

Эта разница между маем и июлем составляет при 10-летнем возрасте бересклета 1.8%, при 15—20-летнем — 0.6% и при 25-летнем — 0.8%, что, возможно, находится в пределах точности исследования.

Необходимо отметить, что занимавшиеся исследованием гуттоносности бересклета бородавчатого Комиссаров [5], Ротерман [7] и др. никакой зависимости процентов содержания гутты от времени года не обнаружили, хотя Комиссаров отмечает, что содержание гутты в сентябре несколько больше, чем в мае (рис. 1).

Учитывая большую как теоретическую, так и практическую важность данного вопроса, мы еще в 1936 г. заложили специальный опыт по изучению гуттоносности бересклета бородавчатого в зависимости от времени года и фенофаз развития данного кустарника. В течение всего времени взятие образцов для анализа и фенологические наблюдения производились на одной пробной площади, заложенной в Василевечском лесхозе, Белорусской ССР. Тип леса: дубняк грабово-ясеневый (*Q. carpineto-fraxinosum*), почва — перегнойно-карбонатный суглинок. Средний возраст бересклета 22 года, средний d — 28 мм, средняя h — 318 см; средний вес корней одного куста — 553 г, коры в воздушно-сухом состоянии — 115 г. Для производства анализов ежемесячно раскапывалось не менее 15 кустов. Экстрагирование производилось в аппаратах Сокслета при помощи хлороформа.

Средние данные гуттоносности бересклета бородавчатого по месяцам, полученные в результате исследования с пятикратной повторностью, приводятся в табл. 4 [9].

Наряду с изменением содержания гутты в зависимости от времени года изменяется в обратном отношении и количество смол. Так, например, в апреле и мае, когда в коре корней бересклета было наибольшее количество гутты, содержание смол было наименьшим (11.74—13.79%). В июле и августе, когда процент гутты упал до наименьшего предела, — содержание смол дошло до наибольших

ТАБЛИЦА 4

Месяц взятия образцов	% гутты в коре корней	Превышение над наименьшим выходом гутты (августовским) в %	Уменьшение по сравнению с апрельским выходом гутты в %
Апрель	14.43	6.05	—
Май	13.90	5.52	0.53
Июнь	10.90	2.52	3.53
Июль	9.64	1.16	4.79
Август	8.38	—	6.05
Сентябрь	10.28	1.90	4.29
Октябрь	12.20	3.82	2.23
Ноябрь	13.99	5.61	0.44
Декабрь	15.33	6.95	—

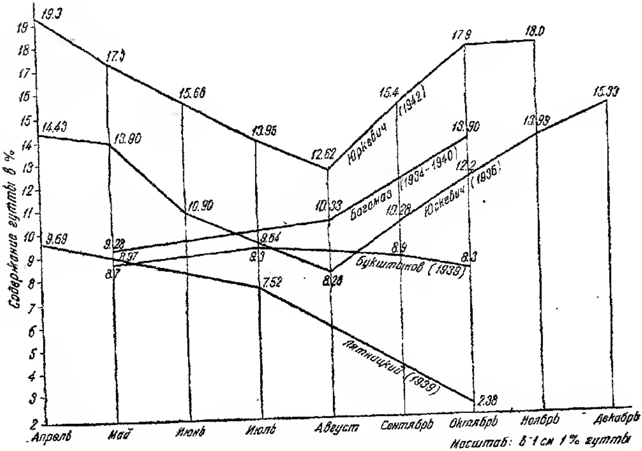


Рис. 1. Содержание гутты в коре корней бересклета бородавчатого (по месяцам)

размеров (21.36—28.6%) и, наконец, осенью, когда процент гутты начал снова возрастать, содержание смол в коре корней уменьшилось (12.37—15.42%). Еще в 1936 г. мы высказали предположение, что гутта в зависимости от биологических фаз развития может переходить через целый ряд пока еще не изученных соединений в смолы, а последние, наоборот, могут превращаться в гутту.

Сравнивая гуттоносность бересклета по месяцам с фенологическим наблюдением (табл. 5), можно констатировать, что изменение гуттоносности тесно связано с фенофазами развития растения. Начнем рассмотрение этой зависимости с весеннего периода. В апреле, после начала раскрытия листовых и цветочных почек, в коре корней имелось 14.43% гутты, но после наступления облиствения и начала цветения бересклета (май) процент гутты несколько снизился (13.9%). В июне, после полного цветения бересклета, содержание гутты в коре корней бересклета оказалось равным 10.9%, т. е. снизилось по сравнению с апрельским анализом на 3.53%.

В июле, за время роста завязей, к началу изменения окраски листьев, гуттоносность упала до 9.64%, что по сравнению с апрельским анализом составляет снижение на 4.79%. Наконец, в августе, после созревания плодов, появления новых нормальных почек и начала опадения плодов, содержание гутты упало до наиболее низкого предела, составляя всего лишь 8.38%, что дает снижение по сравнению с апрельским на 6.05%. После массового опадения плодов и наибольшего опадения листьев в сентябре и октябре процент гутты стал опять возрастать (10.28—12.20%), и в ноябре, когда можно считать, что вегетация закончилась, содержание гутты достигло 13.99%, т. е. приблизилось к проценту содержания гутты в апреле. Затем в декабре содержание гутты достигло 15.33%, что превысило гуттоносность бересклета по сравнению с апрельским анализом всего лишь на 0.90%.

Из приведенных данных вытекает, что динамика гуттоносности бересклета бородавчатого, т. е. уменьшение или увеличение процентного содержания гутты, находится в течение вегетационного периода в тесной связи с развитием генеративных органов бересклета.

ТАБЛИЦА 5

Наименование фаз развития бересклета бородавчатого по наблюдениям 1936 г.	Дата наступления фазы
Начало ясно заметного набухания почек	1.IV
Раскрытие листовых почек	20.IV
Раскрытие цветочных почек	20.IV
Появление первых листьев	30.IV
Наступление полного облиствения	19.V
Начало цветения	23.V
Полное цветение	1.VI
Конец цветения	11.VI
Появление новых почек (нормальной величины)	19.VIII
Массовое созревание плодов	19.VIII
Конец созревания плодов	29.VIII
Начало естественного опадения плодов	18.VIII
Начало изменения окраски листьев	29.VII
Всеобщее изменение окраски листьев	2.X
Наибольшее опадение плодов	29.VIII
Начало опадения листьев	29.VIII
Конец опадения листьев	3.X

В наших исследованиях нет того необъяснимого разрыва в гуттоносности между ранней весной и началом зимы, как это имело место в исследованиях Богомаза и Пятницкого, а наоборот, устанавливается вполне естественный завершающий цикл, где процент содержания гутты в апреле и декабре — ноябре почти сравнивается, так как в зимний период изменения гуттоносности, повидимому, не происходит.

Наши исследования позволяют сделать вывод, что гутта в растении является не экскреторным веществом, т. е. отбросом, как это считают Борисов и Любименко, а веществом запасным, могущим быть вовлеченным в орбиту использования при известных фенофазах развития растения. Повидимому, особенно значительное количество гутты идет на построение плодов бересклета, ибо в период появления плодозавязей и их созревания количество гутты в растении сильно сокращается.

В 1942 г. [10] исследование гуттоносности в различные периоды времени было подвергнуто проверке в Бузулукском бору. Заложение опытов произведено на территории госзаповедника «Бузулукский бор» (кв. № 265). Тип леса — мшистый сосняк припойменной терассы (*P. va-*

lense pleuroziosum), на склоне к ольшатнику таволговому *(Alnetum filipendulosum).* Здесь было отобрано 4 модельных куста, которые расположены в одной группе, но не относятся к одному клону. Возраст кустов 15—20 лет. Распределение кустов по диаметрам стволиков и высотам представлено в табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Размеры	Номера моделей кустов				Среднее
	1	2	3	4	
Диаметр в мм	18	28	22	24	23
Высота в см	185	225	252	220	220.5

Ежемесячно, каждого 25 числа, на стационарных модельных кустах брались образцы коры с главных корней на расстоянии около 6 см от корневой шейки. Все образцы коры подвергались исследованию гуттоносности по методу микройодирования с пятикратной повторностью. Результаты анализов подтвердили в основном ту закономерность, которая нами была установлена по данному вопросу в 1936 г. (табл. 7 и рис. 2)

ТАБЛИЦА 7

Месяц взятия образцов	Число анализов	Номера моделей				
		1	2	3	4	Среднее
		Гуттоносность в %				
Апрель	20	19.2	20.0	18.0	20.0	19.3 ±0.47
Май	20	18.4	17.1	17.5	16.2	17.30±0.41
Июнь	20	16.0	16.2	16.6	13.8	15.65±1.36
Июль	20	15.0	17.0	15.0	8.8	13.95±1.75
Август	20	17.3	18.0	12.0	7.2	13.55±2.55
Сентябрь	20	17.8	19.0	14.6	10.0	15.35±1.98
Октябрь	20	20.4	20.2	18.8	12.2	17. 9±1.90
Ноябрь	20	20.0	22.0	18.0	12.0	18. 6±4.31

По модели № 1 наиболее низкий процент содержания гутты отмечается 25 июля, а по модели № 2—25 июня; по моделям № 3 и № 4 наименьшая гуттоносность была отмечена в августе. Большое падение гуттоносности в модели № 4 объясняется, повидимому, тем, что этот куст, в отличие от других, обильнее плодоносил. В среднем по всем моделям мы имеем депрессию гуттоносности в июле — августе, т. е. в период созревания плодов.

Таким образом, в условиях юго-восточного Заволжья изменение гуттоносности бересклета бородавчатого с некоторыми отклонениями имеет ту же закономерность, что и в БССР. Этим самым подтверждается, что установленная зависимость гуттоносности бересклета бородавчатого от времени года в лесах БССР является не местным частным случаем, а с некоторым отклонением, вызываемым климатическими условиями, — общим естественным явлением. Опыты, проведенные в Бузулукском бору по иной методике, чем в Василевечском лесхозе, также свидетельствуют о том, что гутта не является абсолютно инертным веществом и может вовлекаться в жизненные процессы растения, в значительном количестве расходуясь и восстанавливаясь в течение вегетационного периода.

Чтобы еще лишний раз проверить, остается ли отложенная в коре корней гутта навсегда неподвижной или же она при определенных обстоятельствах может претерпевать целый ряд изменений, мы сделали определение гуттоносности частей корня бересклета, находящихся на поверхности почвы и в земле. Для этой цели были отысканы корни, которые при эксплоатации бересклета были частично обнажены, но своими окончаниями уходили в почву и нормально функционировали, так как стволики куста развивались вполне удовлетворительно.

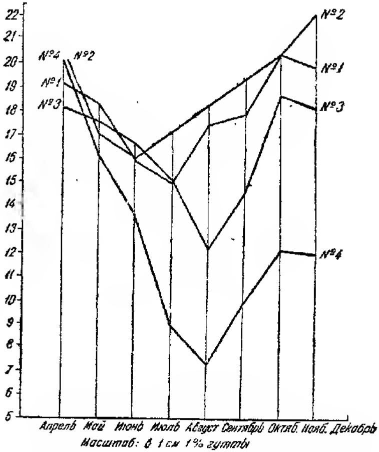


Рис. 2. Гуттоносность бересклета бородавчатого (модели № 2, 3, 4) по месяцам, по исследованиям в Бузулукском бору

Оказалось, что корни, обнаженные около 5 лет тому назад, имели совершенно иной цвет, чем корни, находящиеся в земле. Они по своему виду стали больше похожи на стебли (в коре появились хлорофилловые зерна), и гуттоносность их была гораздо ниже, чем гуттоносность корней того же куста, но находящихся в почве. Даже корневые окончания, уходящие в почву, являясь продолжением корней, тоже имели более высокий процент гутты (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Части бересклета бородавчатого	Диаметр в мм	% гуттоносности					
		1	2	3	4	5	Среднее
Корень на поверхности почвы	12	2	3	2	3	2	2.4
Корень в земле (продолжение)	10	6	5	5	4	4	4.8

Анализ динамики гуттоносности бересклета поможет нам подойти к решению вопроса о времени эксплоатации бересклета в течение года. Необходимо отметить, что вследствие недостаточной изученности и целого ряда неясностей в данном весьма важном вопросе заготовка коры бересклета производилась без научного обоснования в течение всего вегетационного периода и главным образом в летние месяцы.

Полученные результаты исследования гуттоносности бересклета бородавчатого по месяцам позволяют сделать вывод, что заготовку корневой коры следует производить не в течение всего вегетационного периода, как это практиковалось в производственных условиях, а в те месяцы, когда имеется наибольший процент содержания гутты в растении. Эксплоатацию бересклета с целью получения высококачественного сырья и рационального использования естественных зарослей необходимо производить в первую очередь в весенний период (апрель — май), а затем и осенний (октябрь — ноябрь).

Так как развитие бересклета (наступление фенофаз) протекает в связи с климатическими особенностями того или иного района, то для каждой местности, где будет производиться эксплоатация бересклета, следует в установленный нами ориентировочный срок вносить соответствующие коррективы.

Подсчеты показывают, что при правильном выборе сроков эксплоатации бересклета количество добываемой продукции (гутты) с единицы площади может быть увеличено, примерно, на 15—20, а в отдельных случаях и на 30%, что безусловно имеет весьма большое значение в деле рационального использования сырьевых ресурсов, в деле укрепления оборонной мощи нашей страны.

Литература

[1] Богомаз В. А., Бересклет, как техническое растение, Сборник трудов Брянского лесохозяйственного ин-та, IV, 1940. — [2] Борисов Г. И и Любименко В. Н., Локализация, физиология образования и накопления каучука в растении, Сборник «Каучук и каучуконосы», 1936. — [3] Боссэ Г. Г. и Майстровая Б. М., Внутренние факторы гуттаперченакопления у бересклетов, Ботанический журнал, т. XXIII, вып. 2, 1938. — [4] Букштынов А. Д. и Андреев Н. А., Гуттонакопление бересклета, Лесное хозяйство, № 10, 1939. — [5] Комиссаров Л. А., О гуттоносности бересклета и методика определения гутты, Сборник ЦНИИЛХ «Бересклет», 1938. — [6] Пятницкий С. С. и Король Н. Я., Изменчивость гуттоносности бересклетов и перспективы их селекции, Агротехника и селекция бересклета, 1939. — [7] Ротерман И. Е., К вопросу о гуттонакапливании у бородавчатого бересклета, Советская ботаника, № 3, 1938. — [8] Савина А. В. и Красулин Н. П., Изучение методов воздействия на корневую систему бересклета в целях поднятия процентного содержания в ней гутты (рукопись), 1939. — [9] Юркевич И. Д., Об эксплоатации корневой коры бересклета, Лесная индустрия, № 4, 1938. — [10] Юркевич И. Д., Исследование бересклетов, произрастающих в естественных и культурных условиях в Бузулукском бору (рукопись), 1942.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 6
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 6

С. Ю. ЛИПШИЦ

Николай Федорович Гончаров как ботаник

(1940—1942)

S. J. LIPSCHITZ

Nicolas Gontscharov comme botaniste

(1900—1942)

10 февраля 1942 г. в Ленинграде от воспаления легких скончался Николай Федорович Гончаров, один из видных советских ботаников, особенно энергично занимавшийся изучением флоры и растительности Средней Азии. Н. Ф. Гончаров родился 21 июля 1900 г. в Варшаве в семье инженера-технолога. Учился в Варшавской (1910—1915) и Петроградской гимназиях; не окончив последнюю, перешел на военную службу. В 1926 г. Гончаров демобилизовался и поступил на Географический факультет Ленинградского университета, который окончил по отделению биогеографии в 1931 г. Параллельно с военной службой покойный Гончаров работал заведующим отделом школьных гербариев Мастерской школьных пособий (1918—1920) и препаратором Кабинета ботанической географии и систематики Ленинградского географического института, впоследствии преобразованного в Географический факультет Ленинградского университета (1923—1926). С 1921 г. по день смерти Гончаров работал в отделе систематики и ботанической географии Главного ботанического сада РСФСР, ныне Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова Академии Наук СССР в Ленинграде, сначала (1921—1926) нештатным сотрудником, затем (1926—1928) препаратором и наконец старшим научным сотрудником. Н. Ф. Гончаров совершил следующие ботанические поездки и экспедиции: *1926* — Лужский уезд Ленинградской губ. (работа производилась по поручению Ленинградского общества изучения местного края); *1927* — восточная часть Оренбургской губ. (Орская экспедиция Уральского переселенческого управления); *1929* — Копет-даг, Зеравшан, Гиссар (Южнотуркестанская экспедиция Главного ботанического сада); *1930* — Зайсанская котловина, южный Алтай и Саур (экспедиция треста Каучуконос); *1931* — юго-западный Таджикистан и юго-восточный Узбекистан, водоразделы рек Сурхана, Кафирнигана и Вахша (экспедиция Всесоюзного института каучука и гутаперчи); *1932* — западный Дарваз и южный Таджикистан (Вахшский геоботанический отряд Таджикской комплексной экспедиции Академии Наук СССР); *1933* — центральная часть Гиссарского хребта и Западный Дарваз (Гармский геоботанический отряд Таджикской базы Академии Наук СССР); *1935* — южные склоны Гиссарского хребта (экспедиция Таджикистанской базы Академии Наук СССР по обследованию сумаха); *1937* — верховья реки Хингоу, южный, центральный и восточный Таджикистан (от той же организации); *1938* — горный Зеравшан и прилегающие районы Узбекистана (от той же организации); *1939* — восточная Фергана (экспедиция по обследованию широколиственных лесов и уточнению вертикальной поясности растительности юго-западного склона Ферганского хребта); *1940* — южные склоны Гиссарского хребта.

Уже этот сухой перечень совершенных Гончаровым ботанических поездок свидетельствует о широте интересов Н. Ф. и громадных территориях, охваченных его исследованиями.

Первые публикации Гончарова относятся к монографической обработке тропического семейства *Symplocaceae* [1, 2]. В этой работе приведен обзор 176 видов семейства и описано несколько новых видов рода *Symplocos*: *S. glaberrima* (Бразилия, Ридель), *S. Potanini* (Китай, Потанин), *S. pseudobarberina* (Китай, Генри), *S. tythania* (Китай, Генри), *S. Riedeliana* (Бразилия, Ридель), *S. cordata* (Бразилия, Ридель). Почти одновременно по сборам Риделя и Лангсдорфа, богато представленным в Гербарии Ботанического сада, Н. Ф. обрабатывает бразильские *Passifloraceae*, о которых публикует особую статью [4]. К этому же периоду относится и опубликование результатов первых ботанико-географических исследований Н. Ф. [3, 5]. Одна статья касается описания растительности района Красногорского озера Лужского уезда Ленинградской области, другая, написанная совместно с Б. А. Федченко, — восточной части Оренбургской губернии (Кваркенский и Орский районы). Последняя работа представляет обстоятельное ботанико-географическое исследование большой территории (площадью около 7625 кв. км), разделяемой на 4 района: 1) азонально-лесостепной, 2) разнотравно-ковыльных степей, 3) типчаково-ковыльный и 4) долины реки Урала. Эти крупные районы, в свою очередь, расчленены на ряд подрайонов. В заключение дана оценка сельскохозяйственного значения районов и приведен обширный список растений (575 видов). В списке имеются новинки: например, описаны новый гибрид кермека (*Statice erectiflora*) и *Thymus mugodzharicus* Klok. et Desj.-Shost. — К работе приложена цветная красочная карта.

Основная часть короткой жизни Н. Ф. почти всецело была посвящена изучению флоры Средней Азии, преимущественно Таджикистана, главным образом горной его части. С 1934 по 1941 г. Гончаров был выделен Ботаническим институтом Академии Наук СССР для работы на Таджикистанской базе (в дальнейшем реорганизованной в филиал) Академии Наук СССР. На Таджикистанской базе Н. Ф. был последовательно заместителем заведующего ботаническим сектором и руководителем геоботанических исследований, недолгое время — ученым секретарем базы (1934—1935). Впоследствии он возглавил Ботанический сектор Таджикистанской базы АН СССР, сгруппировал вокруг него энергичные молодые научные силы (П. Н. Овчинников, Ю. С. Григорьев, И. А. Линчевский и др.) и развил большую, весьма эффективную работу по исследованию флоры и растительности этой мало изученной, но исключительно интересной в ботаническом отношении республики. Как самим покойным, так и прочими группирующимися около него ботаниками в Средней Азии были собраны новые обширные коллекции, весьма обогатившие гербарии Ботанического института АН СССР (БИН) и Таджикистанского филиала, где они хранятся. Разработке их и других материалов, хранящихся в Гербарии БИН, был посвящен ряд систематических научных заметок Н. Ф., являвшихся предварительными материалами для создания критической «Флоры Средней Азии» и, в частности, Таджикистана. К изданию «Флоры Таджикистана» впоследствии и было приступлено (см. дальше). Эти заметки заключают описания новых видов или критическое освещение малоизвестных и редких растений флоры Средней Азии. Особенно интересовали Н. Ф. роды: крушина [26], заразиха [10, 12] *Swertia* [12], *Cardamine* [46], представители сем. губоцветных [6, 14, 15, 25, 45] и норичниковых [25], а в последнее время бобовые, главным образом роды: астрагал (*Astragalus*) [31, 32, 44], остролодочник (*Oxytropis*) [17, 50] и пажитник (*Trigonella*) [33], а также некоторые другие. В период работы в Сталинабаде Н. Ф. много энергии и труда вложил в дело создания при Таджикистанской базе АН СССР Гербария и ботанической библиотеки, Ботанического сада, Лесной опытной и Варзобской горной станции и таким образом подготовил солидную базу для открытия Ботанического института. Не мало внимания и любви уделил покойный Н. Ф. также организации ботанических изданий Таджикистанской базы АН СССР. В частности, он редактировал два выпуска «Известий» этой базы, заключающих интересные материалы о флоре и растительности Таджикистана, большой по размерам VIII том «Трудов» базы, вышедший под названием «Растительность Таджикистана» (1940). Здесь особо следует остановиться на вышедшем под редакцией Н. Ф. V томе труда «Флора Таджикистана», заключающем описание хозяйственно важного семейства бобовых растений. Работа эта — результат коллективного труда ботаников, сгруппировавшихся в Таджикистане и работавших под непосредственным руководством Н. Ф. Помимо редакции всей «Флоры», покойный ботаник принял сам деятельное участие в ее составлении и дал обработку многих родов бобовых (например альбиции [29], вигна [30], пажитника [33], робинии [35], аморфа [36], гороха [38], софоры [40], фасоли [41]). Изучение особенно трудных секций рода *Astragalus* [37] выполнено также Н. Ф., равно как и ключи для определения родов семейства бобовых и видов рода *Astragalus*. «Флора Таджикистана» отличается весьма тщательными описаниями видов, свежими материалами по их хозяйственной характеристике (например кормовой ценности), подробными данными по биологии и экологии, а также географическому распространению по районам Таджикистана. Совместно с К. С. Афанасьевым покойный Н. Ф. поместил во «Флоре Таджикистана» интересную, содержащую много ценных, новых, надежных материалов, сводку — «Хозяйственное значение дикорастущих бобовых Таджикистана» [42].

Н. Ф. не был узким специалистом систематиком и флористом; об этом свидетельствует несколько статей покойного, посвященных хозяйственному использованию полезных дикорастущих растений и возможности их введения в культуру и рациональной эксплоатации. Таковы статьи о двух ценных кормовых растениях Таджикистана — *Trigonella Lipskyi* и *Hordeum bulbosum* [11], а также о дубильных растениях [43, 46]. Последние публикации содержат много впервые опубликованных химических анализов, подробную ботанико-географическую и экологическую характеристику видов дубителей, например сумаха (*Rhus coriaria*) и других. Вообще изучение растительного покрова как основной кормовой базы для развития животноводства всегда интересовало Н. Ф.; он много сделал для разрешения этого вопроса. Обобщающими опубликованными работами Н. Ф. по ботанической географии Таджикистана являются три: 1) (совместно с П. Н. Овчинниковым) «Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая» [24]; 2) «Очерк растительности Центрального Таджикистана» [26]; 3) «Районы флоры и их растительность» — вводная статья к V тому «Флоры Таджикистана». К этому же циклу работ может быть также отнесена небольшая по объему, но ценная по содержанию статья Н. Ф.

(написана совместно с Ю. С. Григорьевым) под названием «Вахшский геоботанический отряд» [8, 9]. Рассмотрим эти работы несколько подробнее.

В книге «Очерк растительности Центрального Таджикистана» дано описание растительного покрова в пределах Пяндж-Вахшского водораздела. Основное внимание автора было уделено изучению вертикальной смены поясов и свойственных им группировок растений и их взаимосвязи. Исследованное пространство подразделяется на два резко различных между собою района — Южнотаджикистанский с преобладанием эфемеровой и эфемероидовой растительности и Центральнотаджикистанский, где господствуют широколиственный древесно-кустарниковый, субальпийский и альпийский типы растительности. В Южнотаджикистанском районе в высотном направлении автором выделяются и подробно описываются четыре сменяющих друг друга пояса растительности: 1) пояс мятликово-осоковых эфемероидовых лугов, 2) мятликово-осоковых эфемероидовых лугов с длительно вегетирующими многолетниками (до высоты 650—700 м), 3) разнотравно-злаковой эфемеровой растительности (650—1200 м), 4) пояс эгилопсовой эфемеровой растительности [1200—1700 (1800) м]. Наконец, выше 1800 м констатирован пятый пояс — розариев, генетически связанный с древесно-кустарниковой растительностью.

Центральнотаджикистанский район разделяется автором на три подрайона: Тавильдаринский, Сагырдаштский и Гандаринский. Н. Ф. выделяет здесь следующие пояса: 1) пояс кленово-экзохордовой растительности с орехом, 2) кленово-розариевой растительности, 3) разнотравных кузиниевых лугов, 3а) разнотравно-полевицевых лугов, 4) высокогорных кузиниево-типчаковых степей, 4а) высокогорных кузиниево-ковыльно-типчаковых степей, 5) пояс альпийского низкотравия.

В некоторых подрайонах отдельные пояса выпадают. Обоснование выделенных подрайонов и их вертикальных поясов подтверждается богатым фактическим материалом в виде общего описания: ландшафтов, отдельных группировок, пробных площадок, сравнительными списками видов и т. д. Вся работа вообще насыщена флористическим материалом. Особый интерес представляет глава «К истории развития растительности», в которой главное внимание автора привлекает древесно-кустарниковая и эфемерная растительность. Покойный Н. Ф., наряду с другими ботаниками, считает широколиственную древесно-кустарниковую растительность реликтовой. Это обосновывается следующими данными: 1) породы, формирующие ее, как *Acer turkestanicum*, *Juglans fallax*, *Exochorda Alberti*,— представители древних третичных родов; 2) в травянистом покрове встречаются столь характерные реликты, как, например, *Ostrowskia magnifica;* 3) наблюдается сокращение территорий, одетых этой формацией, по сравнению с более широким ее распространением в прошлом; 4) произведенные исследования по биологии мезофильных древесно-кустарниковых пород указывают на преобладание вегетативного размножения их и на отсутствие естественного семенного возобновления.

Эгилопсовая разнотравно-злаковая эфемерная растительность, представленная на территории, изученной Н. Ф., лишь фрагментарно—генетически связывается Н. Ф. с ландшафтами Передней Азии, в частности Анатолии.

Ряд приведенных выше мыслей нашел дальнейшее обоснование и развитие в интереснейшей статье Н. Ф. (написанной совместно с П. Н. Овчинниковым) «Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая»[24]. Конспективно извлечем из этой статьи некоторые наиболее интересные выводы, к которым пришли авторы.

1. Реликтовый характер древесно-кустарниковой растительности подтверждается ее фрагментарным (дизъюнктивным) распределением и сложением древними, третичными типами древесных и кустарниковых пород.

2. Эфемерная и степная растительность генетически связана с переднеазиатской флорой; расцвет ее в пределах Памиро-Алая падает на ксеротермические межледниковые эпохи и послеледниковый период. Пример — пырейные степи из *Agropyrum trichophorum* Link и эгилопсовая формация.

3. Глинистая или лессовая полупустыня представляет особый тип луговой растительности, сложенной эфемероидными осоково-мятликовыми лугами. Генетически они связаны с субальпийскими лугами, представляя, образно выражаясь, развилок от общего корня с ними. Поэтому авторы категорически отрицают возможность отнесения этого типа к пустынной растительности.

4. Усиленно подчеркнута роль ледникового периода в формировании флоры и растительности горного Памиро-Алая. Многие бореальные виды в ледниковые эпохи вклинивались на юг значительно более глубоко, чем в настоящее время. Однако авторами не игнорируется и ксерофилизация флоры и растительности, падающая главным образом на межледниковое и послеледниковое время; ксеротермизация вызвала отмирание, отступание и преобразование некогда более широко распространенных бореальных типов.

Наконец, сводной работой по геоботаническому изучению всего Таджикистана явилась вводная статья к «Флоре Таджикистана» под названием «Районы флоры и их растительность» [36]. При составлении этой сводки были использованы данные о растительном покрове, собранные всеми новыми исследователями республики, главным образом из числа работавших на Таджикистанской базе АН СССР. Территория Таджикистана расчленена, на основании распределения флористических элементов, на 10 основных районов. Приведена их сжатая ландшафтная и ботанико-географическая характеристика, даны списки наиболее интересных и широко распространенных видов. Описания растительности приводятся по поясам. Несомненно, в дальнейшем выделенные районы подвергнутся уточнению и изменениям, но на сегодняшний день эта работа покойного Н. Ф.— единственная по полноте, охватывающая всю республику в целом.

Следует также отметить работы Н. Ф. по ботанико-географическому картированию Таджикистана, выполненные для предполагавшегося к изданию атласа республики. Света они, к сожалению, не увидели.

Н. Ф. принимал энергичное участие в обработке некоторых родов и семейств для «Флор», издававшихся Ботаническим институтом. Так, например, им опубликованы обработки сем. заразиховых для «Флоры Юго-Востока» [27] и «Сорных растений СССР [28]» сем. диоскорейных (*Dioscoreaceae*) [21], *Juncaceae* [22] (совместно с В. Кречетовичем) и родов *Koeleria* и *Lophochloa* [16] — для «Флоры Союза ССР». Все эти систематические публикации отличаются большой аккуратностью, особенно последний труд покойного, пока еще не опубликованный,— обработка чрезвычайно богато представленного в Средней Азии рода *Astragalus*, которая была осуществлена на филогенетическом принципе. Последняя работа послужила темой для диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук; она была защищена Гончаровым в героическом Ленинграде в условиях блокады, незадолго до преждевременной смерти Н. Ф. Защита происходила в Ботаническом институте АН СССР 9 декабря 1941 г.

Всего перу Н. Ф. принадлежит 50 научных работ, и несколько еще осталось пока не опубликованными. Из сказанного выше ясно, как много сделал для нашей науки Н. Ф. за свою короткую жизнь. Потеря для ботаники Н. Ф. Гончарова особенно тяжела потому, что он находился в самом расцвете своих сил и мог бы дать еще очень многое.

Несколько черт характеризовали ушедшего товарища: исключительная любовь к ботанике и аккуратность в работе, прекрасное знание литературы, пристрастие к полевым работам,— пристрастие, нисколько, впрочем, не вредившее своевременной точной обработке материала по возвращении из экспедиций, необычайная скромность, незаурядные организаторские способности (например создание в Сталинабаде прекрасно оборудованного и работающего Ботанического института).

Среди многих славных русских исследователей богатейшей флоры и растительности Средней Азии, изучению которой так верно и прекрасно служил покойный наш друг, имя и работы Н. Ф. Гончарова никогда не будут забыты.

СПИСОК ТРУДОВ Н. Ф. ГОНЧАРОВА.[1]

1. Обзор *Symplocaceae* Гербария Главн. бот. сада. Бот. мат. Гербария Бот. сада, V, вып. 7, 1924, 97—109; 8—9, 1924, 133—139.

2. Новый вид рода *Symplocos*. Бот. мат. Гербария Бот. сада, VI, вып. 1, 1926, 19—20.

3. Ботаническая экскурсия в районе Красногорского оз. Лужского у. Труды Ленингр. общ. изуч. местн. края, 1, 19.7, 55—62, 2 черт.

4. К познанию бразильских *Passifloraceae*. Сборы Риделя и Лангсдорфа. Изв. Главн. бот. сада, XXVI, 6, 1927, 556—562.

5. [Совместно с Б. А. Федченко.] Очерк растительности восточной части Оренбургской губ. Л., 1929, 3—110 + 2 вкл. + карта. [Отд. оттиск из Трудов Главн. бот. сада, XLI, вып. 1.]

6. [Совместно с Б. А. Федченко.] Новый вид *Satureia* из Средней Азии. Труды Главн. бот. сада, XLI, вып. 1, 1929, 117—118 [*Satureia Popowii* sp. n.]

7. [Совместно с Б. А. Федченко.] Сем. *Juncaceae*. Флора Туркмении, I, 2, 1932, 236—245.

8. [Совместно с Григорьевым Ю. С.] Вахшский геоботанический отряд. Сборн. «Таджикская комплексная экспедиция Академии Наук 1932 г.» Л., 1933, 477—490.

9. [Совместно с Григорьевым Ю. С.] Вахшский отряд. Сборн. Экспедиции Всесоюзной Академии Наук 1932 г. Л., 1933, 60—64.

10. Материалы к изучению заразих Таджикистана. Изв. Таджикист. базы АН СССР, I, вып. 1, Л.— Сталинабад, 1933, 51—59.

11. О двух ценных кормовых растениях Таджикистана (*Trigonella Lipskyi* Sir. и *Hordeum bulbosum* L.) Изв. Таджикист. базы АН СССР, I, вып. 1, Л.— Сталинабад, 1933, 27—32 + карта.

12. Новый вид рода *Orobanche* L. из Туркмении. Труды Бот. инст. АН СССР, сер. I, вып. 1, 1933, 173—174.

13. Новые виды рода *Swertia* L. Труды Бот. инст. АН СССР, сер, I, вып. 1, 1933, 161—163. [*S. gracilliflora* sp. n. (Зеравшан) и *S. erosula* sp. n. (Зап. Тянь-Шань)].

14. Новый вид рода *Scutellaria* L. из Средней Азии. Труды Бот. инст. АН, СССР, сер. I. вып. 1, 1933, 171—172. [*Scutellaria striatella* sp. n. (Таджикистан).]

15. *Scutellaria reniformis* N. Gontsch. et. Zapr. sp. nova. Изв. Таджикист. базы АН СССР, т. I, вып. 1, Л.— Сталинабад, 1933, 74—76 [с рисунком].

---

[1] Работы расположены по годам выхода в свет, внутри года — по алфавиту.

16. Delectus seminum quae Institutum Botanicum Sectionis Tadshikistanicae Academiae Scientiarum URSS pro mutua commutatione offert. Stalinabad 1934, 15 стр.

17. *Exochorda tianschanica* Gontsch. sp. n. Shedae ad Herbarium Florae Asiae Mediae. Труды Среднеазиатского гос. университета (САГУ), серия VIII в.— ботаника, 17, 1934, 91—93, № 574.

18. *Rhamnus dolichophylla* Gontsch. sp. n. Shedae ad Herbarium Florae Asiae Mediae. Труды САГУ, серия VIII в — ботаника, 17, 1934, 93—94, № 575.

19. Тонконог, келерия — *Koeleria* Pers.; лофохлоа — *Lophochloa* Rchb. Флора СССР, II, 1934, 320—339.

20. [Совместно с Овчинниковым П. Н. и Афанасьевым К. С.] Растительность центральной части Гиссарского хребта (Гармский отряд). (Геобот. исслед. в Таджикистане.). Сборн. Экспедиции Академии Наук 1933 г., 1934, 128—139.

21. Сем. Диоскорейные — *Dioscoreaceae*. Флора СССР, IV, 1935, 494—498.

22. [Совместно с Кречетовичем В. И.] Сем. *Juncaceae*. Флора СССР, III, 1935, 504—576, 623—630.

23. *Orobanchaceae* — заразиховые. Сорные растения СССР, IV, 1935, 132—138.

24. [Совместно с Овчинниковым П. Н.] Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая. Сов. ботаника, № 6, 1935, 45—67; № 1, 1936, 40—51.

25. Новые норичниковые и губоцветные Таджикистана. Труды Таджикист. базы АН СССР, II, Ботаника, М.— Л., 1936, 179—190.

26. Новый среднеазиатский вид крушины. Труды Бот. инст. АН СССР, сер. I, 2, 1936, 243—245. [*Rhamnus songoricus* N. Gontsch. sp. n.]

27. *Orobanchaceae* — заразиховые. Флора Юго-Востока, 6, 1936, 228—244.

28. Очерк растительности Центрального Таджикистана. Труды Таджикско-Памирской экспедиции, 26, М.— Л., 1936, 1—232.

29. Альбиция — *Albizzia* Durazz. Флора Таджикистана, V, 1937, 127—128.

30. Вигна — *Vigna* Savi. Флора Таджикистана, V, 1937, 646—647.

31. [Совместно с Григорьевым Ю. С.] Ключ для определения видов рода *Astragalus*. Флора Таджикистана, V, 1937, 236—253.

32. [Совместно с Григорьевым Ю. С.] Ключ для определения родов сем. бобовых. Флора Таджикистана, V, 1937, 121—127.

33. [Совместно с Афанасьевым К. С.] Пажитник — *Trigonella* L. Флора Таджикистана, V, 1937, 155—182, 652—654.

34. Районы флоры Таджикистана и их растительность. Флора Таджикистана, V, 1937, 7—94 + карта.

35. Робиния — *Robinia* L. Флора Таджикистана, V, 1937, 212—216.

36. Род Аморфа (*Amorpha* L.). Флора Таджикистана, V, 1937, 494.

37. Род *Astragalus*. Секции: *Albertoregelia* M. Pop. (308—311), *Lithophilus* Bge (311—318), *Erionotus* Bge (332—348), *Bungeastrum* N. Gontsch. (348—351), *Myobroma* Bge (351—383), *Euodmus* Bge (407—412), *Proselius* Stev. (431—434), *Cytisodes* Bge (450—451), *Laguropsis* Bge (462—466), *Cystodes* Bge (469—473), *Cysticalyx* Bge (473—479). См. также: 657—661, 663—671, 672—673, 676. Флора Таджикистана, V, 1937.

38. Род Горох — *Pisum* L. Флора Таджикистана, V, 1937, 643—644.

39. Сем. бобовые (*Leguminosae*). Флора Таджикистана, V, 1937, 121.

40. Софора — *Sophora* L. Флора Таджикистана, V, 1937, 134—137.

41. Фасоль — *Phaseolus* L. Флора Таджикистана, V, 1937, 644—646.

42. [Совместно с Афанасьевым К. С.] Хозяйственное значение дикорастущих бобовых Таджикистана. Флора Таджикистана, V, 1937, 95—120.

43. [Совместно с Якимовым П. А.] Дубильные растения Горного Таджикистана. Труды Таджикист. базы АН СССР, VIII, 1938, 413—436.

44 Новые астрагалы из Средней Азии. Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, VII, вып. 7, 1938, 141—167.

45. Новые губоцветные Памиро-Алая. Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, VII, вып. 5, 1938, 101—107.

46. Сумах (*Rhus coriaria* L.) в Памиро-Алае. (К перспективам его эксплоатации и культуры.) Труды Таджикист. базы АН СССР, VIII, 1938, 437—468.

47. Новые виды остролодочников Средней Азии. Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, VIII, вып. 11, 1939, 186—194.

48. Новый сердечник из Западного Памиро-Алая [*Cardamine densiflora* N. Gontsch. sp. n.]. Бот. мат. Гербария Бот. инст. Узбекист. фил. АН СССР, 2. Ташкент, 1940, 5—9 + рис. [в тексте].

49. [Совместно с сотрудниками.] Кормовые ресурсы низкогорий юго-западного Таджикистана. В кн.: Рефераты работ учреждений Отд. биологических наук АН СССР, 1941, 419.

50. Новые астрагалы и остролодки. Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР IX, вып. 3, 1941, 85—105.

51. Новый вид астрагала из Нахичеванской АССР (*Astragalus karakuschensis* N. Gontsch.). Заметки по систематике и географии растений Тбилисского бот. института, 10, Тбилиси, 1941, 87—89, 1 рис.

УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР ТОМ 29 (1944)

	№	Стр.
Алехин В. В. Степная растительность в бассейнах рек Скниги и Безнуты (на северо-западе Тульской области)	5	115
Альбенский А. В. Гибридизация тополей в СССР	2—3	86
Бекетовский Д. Н. К характеристике гетерогенной формы *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.	1	29
Бочанцева З. П. Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Bge	1	36
Васильев В. Н. О взаимоотношениях «Манчжурской» и «Охотской» растительности и флоры	5	161
Гроссгейм А. А. Новый пирамидальный тополь	4	124
Кац Н. Я. Сукцессии флоры мхов на севере Сибири в послеледниковое время	5	171
Комарницкий Н. А. В. А. Тракшель как ботаник	2—3	91
Красинский Н. П. Окислительно-восстановительные условия растений в связи с их газоустойчивостью	6	257
Крейер Г. К. К экологии цитварной полыни	4	136
Крупенников И. А. Солеустойчивость селитрянки (*Nitraria Schoberi* L.) в природных условиях	2—3	62
Лавренко Е. М., Соболев С. С. и Иванов Г. И. Об условиях нахождения *Lunaria rediviva* L. в Сумской области УССР	5	187
Лазаренко А. С. и Голоскоков В. П. К механизму образования географического элемента [*Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr. в северном Тянь-Шане]	4	126
Левина Ф. Я. Современные процессы заболачивания и торфяники Ферганской долины	5	192
Линчевский И. А. и Прозоровский А. В. К познанию растительности Афганистана	4	114
Липшиц С. Ю. Николай Федорович Гончаров как ботаник (1900—1942)	6	282
Маркова Л. Г. Материалы по эмбриологии некоторых представителей семейства *Leguminosae*	5	219
Медведева Г. Б. Эмбриологический очерк кенафа	6	264
Мелехов И. С. О взаимоотношениях между сосною и елью в связи с пожарами в лесах европейского Севера СССР	4	131
Окснер А. Н. О происхождении ареала биполярных лишайников	6	243
Палибин И. В. Р. И. Шода (1865—1934). По поводу 10-летия со дня смерти	4	143
Пангало К. И. Новый род сем. *Cucurbitaceae*—*Praecitrullus* m. прапращур современных арбузов (*Citrullus* Forsk.)	5	200
Рецензии	2—3	96
Рыжков В. Л. Тератологические изменения семяпочки сложноцветных	2—3	80
Семидесятилетие В. Л. Комарова	5	149
Сочава В. Б. О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса	5	205
Тихомиров Б. А. Основные черты четвертичной истории растительного покрова советской Арктики	2—3	51
Толмачев А. И. Об условиях существования третичных флор Арктики	1	3
Устинова Е. И. Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука (*Allium*)	5	232
Холодный Н. Г. Опыление у шалфея липкого — *Salvia glutinosa* L.	4	108
Холодный Н. Г., Ярошенко Г. Д., Тахтаджян А. Л. К экспериментальной морфологии и тератологии листа	4	99
Шенников А. П. и Иоффе А. Ф. К биологии пустынных злаков-эфемеров	1	18
Юркевич И. Д. Динамика гуттоносности бересклета бородавчатого (*Evonymus verrucosus* Scop.) в зависимости от времени года и фенофаз развития растения	6	274
Яблокова В. А. Применение прижизненной и флюоресцентной микроскопии для обнаружения мицелия пыльной головни в прогретом и непрогретом зерне пшеницы	2—3	72

TABLE DES MATIÈRES DU TOME 29 (1944) DU JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

	№	Page
Albenski A. V. La hybridation des peupliers en URSS	2—3	85
Alechine V. V. Steppe vegetation in the basins of the Skniga and Bezputa rivers	5	160
Analyses	2—3	96
Beketovsky D. N. A contribution to the character of the heterogenous form of *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn. . . .	1	35
Bochantzeva Z. P. Contributions to the biology of florescence and embriology of *Haloxylon ammodendron* Bge	1	48
Chennikov A. P. et Joffe A. F. Contributions à la connaissance de la biologie des graminées éphémères du désert	1	23
Cholodny N. G. Pollination in *Salvia glutinosa* L.	4	112
Cholodny N. G., Yaroshenko G. D. and Takhtajan A. L. A contribution to the experimental morphology and teratology of the leaf	4	107
Grossheim A. A. *Populus Schischkini* sp. nova	4	124
Jablokova V. A. The application of vital and fluorescent microscopy for the detection of the mycelium of *Ustilago tritici* in the heated and non-heated wheat grain . . .	2—3	79
Jurkevitch I. D. La dynamique du contenu de la gutta du *Evonymus verrucosus* Scop., suivant la saison et la phénophase du développement de la plante	6	274
Kaz N. J. The succession of mosses on the North of Siberia during the postglacial period	5	186
Komarnitzky N. A. V. A. Trantzschel comme botaniste	2—3	91
Krasinsky N. P. The oxidation-reduction conditions of the plants with reference to their gas resistance	6	267
Kreyer G. K. Sur l'écologie d'*Artemisia cina* Berg	4	136
Kroupennikov I. A. La tolérance en sels de la *Nitraria Schoberi* L. en conditions naturelles . . .	2—3	71
Lasarenko A. S. and Goloskokov V. P. On the mechanism of formation of the geographical element [*Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr. in the Northern Tian Shan]	4	126
Lavrenko E. M., Sobolev S. S. and Ivanov G. I. On the conditions of occurrence of *Lunaria rediviva* L. in the Sumy district of the Ukrainian SSR . .	5	187
Levina F. J. Modern processes of swamping and the peat-masses of the Fergan valley	5	192
Linczevski I. A. and Prosorovski A. V. The vegetation of Afghanistan	4	123
Lipschitz S. J. Nicolas Gontscharov comme botaniste (1900—1942)	6	282
Markova L. G. Contributions to the embryology of certain representatives of *Leguminosae* . . .	5	230
Medvedeva G. B. On the embryology of *Hibiscus cannabinus* . .	6	273
Melekhov J. S. Des relations entre le pin et le sapin en liaison avec les incendies des bois du nord de l'URSS	4	131
Oxner A. N. On the formation of areas of distribution of bipolar lichens	6	256
Palibin I. V. R. H. Chodat (1865—1934). On the 10th anniversary of his death	4	143
Pangalo K. I. A new species of the *Cucurbitaceae* family, *Praecitrullus* m., an ancestor of the modern water-melons (*Citrullus* Forsk.)	5	204
Ryjkov V. J. Teratological changes of ovules composita	2—3	85
Soczava V. B. On the genesis and phytocenology of *Piceion ajanensis*	5	218
Tichomirov B. A. Les traits essentiels de l'histoire quaternaire de la végétation de l'Arctique soviétique	2—3	51
To the 75th anniversary of V. L. Komarov	5	149
Tolmačev A. I. Sur les conditions d'existence des flores arctiques tertiaires	1	3
Ustinova E. I. A comparative-embryological study of normal and viviparous onion species (*Allium*)	5	239
Vassiliev V. N. On the relationship between the «Manchurian» and «Okhotsk» vegetation and flora	5	161